

SÉRIE A, n° 1489

N° D'ORDRE : 2355

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean-René RAYMOND

Professeur-adjoint au lycée Saint-Louis.

1^{re} THÈSE. — Contribution à la connaissance cytologique des Ascomycètes.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 13 JUIN 1934, devant la Commission d'examen

Président : M. P.-A. DANGEARD.

Examineurs : { M. L. BLARINGHEM.
M. R. COMBES.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1934



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A, n° 1489

N° D'ORDRE : 2355

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean-René RAYMOND

Professeur-adjoint au lycée Saint-Louis.

1^{re} THÈSE. — Contribution à la connaissance cytologique des Ascomycètes.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 1934, devant la Commission d'examen

Président : M. P.-A. DANGEARD.

Examineurs : { M. L. BLARINGHEM.
M. R. COMBES.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1934

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

<i>Professeurs honoraires</i>	H. LE CHATELIER.	LÉON BRILLOUIN.
	H. LEBESGUE.	E. GOURSAT.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.
	A. LEDUC.	GUILLET.
	EMILE PICARD.	PÉCHARD.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET. T	Electrotechnique générale.	G. BRUHAT.	Physique.
G. BERTRAND. . . . T	Chimie biologique.	E. DARMOIS. . . .	Physique.
M ^{me} P. CURIE. . . . T	Physique générale et radio-activité.	A. DEBIERNE. . . .	Radioactivité.
M. CAULLERY. . . . T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DUFOUR. T	Physique (P. C. N.).
G. URBAIN. T	Chimie générale.	L. DUNOYER.	Optique appliquée.
Emile BOREL. . . . T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND. T	Botanique (P. C. N.).
L. MARCHIS. T	Aviation.	M. JAVILLIER. . . .	Chimie biologique.
Jean PERRIN. . . . T	Chimie physique.	L. JOLEAUD.	Paléontologie.
H. ABRAHAM. . . . T	Physique.	ROBERT-LÉVY. . . .	Zoologie.
E. CARTAN. T	Géométrie supérieure.	H. MOUTON.	Chimie physique.
M. MOLLIARD. . . . T	Physiologie végétale.	F. PICARD.	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE. . . . T	Physiologie générale.	Henri VILLAT. . . . T	Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT. T	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	Ch. JACOB. T	Géologie.
A. COTTON. T	Physique.	P. PASCAL. T	Chimie minérale.
J. DRACH. T	Analyse supérieure.	M. FRÉCHET. . . . T	Calcul différentiel et calcul intégral.
Charles FABRY. . . T	Physique.	E. ESCLANGON. . . T	Astronomie.
Charles PÉREZ. . . T	Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	Chimie organique.
Léon BERTRAND. . T	Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN. T	Mécanique physique et expérimentale.
E. BLAISE. T	Chimie organique.	FOCH.	Mécanique expérimentale des fluides.
R. LESPIEAU. . . . T	Théories chimiques.	PAUTHENIER. . . .	Physique (P. C. N.).
P. PORTIER. T	Physiologie comparée.	De BROGLIE. T	Théories physiques.
E. RABAUD. T	Biologie expérimentale.	CHRÉTIEN.	Optique appliquée.
P.-A. DANGEARD. . T	Botanique.	P. JOB.	Chimie générale.
V. AUGER. T	Chimie appliquée.	LABROUSTE. . . .	Physique du Globe.
M. GUICHARD. . . .	Chimie minérale.	PRENANT.	Zoologie.
Paul MONTEL. . . . T	Mécanique rationnelle.	VILLEY.	Mécanique physique et expérimentale.
P. WINTREBERT. . T	Anatomie et histologie comparées.	BOHN.	Zoologie (P. C. N.).
L. BLARINGHEM. . T	Botanique.	COMBES.	Botanique (P. C. N.).
O. DUBOSQ. T	Biologie maritime.	GARNIER.	Mécanique rationnelle.
G. JULIA. T	Mécanique analytique.	PÉRES.	Mécanique des fluides.
C. MAUGUIN. . . . T	Minéralogie.	HACKSPILL.	Chimie (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY. .	Pétrographie.	LAUGIER.	Physiologie générale.
H. BÉNARD. T	Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT.	Technique Aéronautique.
A. DENJOY.	Calcul différentiel et calcul intégral.	M. CURIE.	Physique (P. C. N.).
L. LUTAUD. T	Géographie physique et géologie dynamique.	G. RIBAUD. T	Hautes températures.
Eugène BLOCH. . . T	Physique théorique et physique céleste.	CHAZY.	Mathématiques.
		GAULT.	Chimie (P. C. N.).
		CROZE.	Physique.
		DUPONT.	Chimie (P. C. N.).
		LANQUINE.	Géologie.

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire... D. TOMBECK.



A MES BIENFAITEURS

A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE

A MON PÈRE

A MA FEMME ET A MA FILLE

Contribution à la connaissance cytologique des Ascomycètes

par Jean René RAYMOND

PRÉFACE

De tous les problèmes posés jusqu'ici par la Biologie végétale, l'un des plus attachants, malgré ses difficultés, est celui de l'évolution nucléaire et de la sexualité chez les Ascomycètes.

La diversité des opinions émises par les nombreux auteurs qui se sont intéressés à cette importante question dans le passé et par ceux qui, de nos jours, s'y intéressent encore, nous a engagé à nous rendre compte par nous-même des faits litigieux, soit en reprenant l'étude d'espèces déjà observées pour en confronter les résultats, soit par l'étude d'espèces n'ayant fait encore l'objet d'aucune recherche cytologique de façon à ajouter aux connaissances acquises par nos devanciers.

Bien que le noyau ait été le principal objet de notre attention, nous avons étendu parfois nos investigations à d'autres constituants cellulaires, et lorsque nous nous sommes trouvé en face d'espèces parasites, le comportement réciproque de celles-ci et de leurs hôtes ne devait pas nous laisser indifférent.

Les résultats que nous allons exposer, ont été acquis après plus de trois années de recherches faites à la Faculté des Sciences de Paris, sous la direction de M. le Professeur P.-A. DANGEARD.

Si nous avons pu mener notre tâche à bonne fin, nous le devons, avant tout, à notre maître qui a bien voulu

nous accueillir dans son laboratoire et s'intéresser ensuite très vivement à nos travaux, ne nous ménageant ni ses directives ni ses conseils. Aussi, le prions-nous de trouver ici l'expression de notre respectueuse et profonde gratitude.

Notre pensée respectueusement reconnaissante va également à Monsieur le Ministre de l'Education nationale et à nos chefs hiérarchiques qui ont daigné faire le nécessaire, chacun en ce qui le concernait, pour que soit prorogée d'une année notre délégation au lycée Saint-Louis. Grâce à cette mesure de bienveillance, les difficultés auxquelles nous nous serions heurté pour achever notre thèse, par suite de notre éloignement de Paris, nous ont été épargnées.

MM. BOURDELLE, professeur au Muséum d'Histoire naturelle de Paris ; FEYTAUD et P. DANGEARD, professeurs à la Faculté des Sciences de Bordeaux ; FOEX, directeur de la Station centrale de Pathologie végétale de Versailles ; MOUQUET, ancien sous-directeur de la Ménagerie du Jardin des Plantes ; HEIM, sous-directeur du Laboratoire de Cryptogamie au Muséum ; JOESSEL, assistant à la Station agronomique d'Avignon ; REVENEAU, gardien-chef au Muséum, nous ont, pour des motifs divers, rendu de grands services ; nous les remercions tous bien vivement.

Nous assurons de nos sentiments les plus cordiaux MM. COUPIN, BUCHET et KUHNER, chef des travaux et assistants de Botanique à la Sorbonne et nos camarades de laboratoire, GAVAUDAN, SZYMANECK, CLÉMENCET, BROULAND et FENG, dont nous avons tant apprécié l'obligeance empressée.

HISTORIQUE

Les années 1855 et 1856 sont mémorables dans l'histoire de la sexualité. C'est dans ces années-là, en effet, que PRINGSHEIM réussit à saisir sur le vif, un peu imparfaitement d'abord chez *Vaucheria sessilis* [136] (1), et très complètement ensuite chez *Ædogonium ciliatum*, le mécanisme de la fécondation chez les Plantes.

Cependant, l'on connaissait déjà l'existence de phénomènes sexuels chez les Végétaux grâce aux travaux de THURET [150] qui, deux ans plus tôt, avait réalisé expérimentalement la fécondation des *Fucus*.

Dans le domaine de la Mycologie, la sexualité était admise chez les Mucorinées depuis 1829, époque à laquelle EHRENBURG [65] figurait la formation de l'œuf de *Syzygites megalocarpus* (= *Sporodinia grandis*).

En 1854, TULASNE [152] étudiant le *Phytophthora infestans*, découvrait, sous le tissu épithélial de l'hôte, des spores contenues dans de grands utricules et qu'il nommait « graines » pour les bien distinguer des conidies banales d'origine végétative.

Ces découvertes et d'autres de même ordre faites dans les Cryptogames vasculaires, posaient tout naturellement la question de la sexualité des Mycètes.

En 1858, PRINGSHEIM [137] attirait l'attention sur la présence d'organes sexuels dans les Saprologniées. Mais il décrivait, dans les anthéridies, des « corps séminaux » mobiles, ce qui était une erreur. Dans un mémoire impor-

1. Les numéros entre crochets sont ceux de l'index bibliographique.

tant, Maxime CORNU [38] devait démontrer, plus tard, que les éléments mâles vus par PRINGSHEIM n'étaient, en réalité, que des impuretés. Dans ce même travail, CORNU expliquait définitivement le mécanisme de la fécondation dans cette famille d'Oomycètes.

En 1863 et en 1866, DE BARY [8 et 9] montrait que le tube anthéridien du *Cystopus candidus* pénètre dans l'oosphère, mais sa perforation lui ayant échappé, il pensa alors qu'une fécondation pouvait s'opérer par contact. C'était une erreur qui fut, du reste, rectifiée plus tard [12]. Etendant ses recherches aux Ascomycètes, l'illustre naturaliste découvrait chez *Erysiphe Cichoracearum*, devenu depuis *Sphærotheca Castagnei*, des organes qu'il supposait reproducteurs à cause de leur disposition morphologique ; l'auteur décrivait avec soin la formation d'une anthéridie et d'un oogone mais ne signalait entre l'une et l'autre aucune communication.

Cependant, à la même époque, les TULASNE [155] indiquaient des phénomènes de copulation dans le *Pyronema confluens*.

Quelques années plus tard, DE JANCZEWSKI [109], étudiant *Ascobolus furfuraceus*, se prononçait en faveur d'une fécondation.

En 1877, STAHL [148] observait chez les Ascomycètes engagés dans la symbiose de Lichens du genre *Collema*, un ascogone surmonté d'un organe capable de fixer des spermaties et qui, par sa forme, rappelle le trichogyne des Algues Floridées, dont le rôle, dans le phénomène de la fécondation, avait été mis en lumière par THURET et BORNET [22] en 1867. STAHL pensait que cet organe avait la même fonction chez les Ascolichens. Par la suite, FISCH [71] faisait des constatations identiques dans les *Polystigma*.

Ces faits plaidaient en faveur d'une fécondation à la base du périthèce et les idées de DE BARY, qui jouissait d'une grande autorité, triomphaient. Ces dernières furent

néanmoins vigoureusement combattues par BREFELD [26-27] et par VAN TIEGHEM [159] qui refusaient de voir dans les Champignons supérieurs des organismes dotés de la sexualité.

Dans un travail d'ensemble paru en 1884, DE BARY concluait, à propos des Ascomycètes, qu'à côté de formes sexuées, il s'en trouvait d'autres parthénogénétiques ou même apogames.

En 1893, WAGER [164] remarquait que la baside du *Stropharia stercorearia* possède deux ou un plus grand nombre de noyaux qui ne tardent pas à s'unir.

Une conception de la sexualité toute nouvelle se trouve, à ce moment, introduite dans la Science par DANGEARD et son élève SAPPIN-TROUFFY. Ces auteurs avaient observé que les cellules des téléutospores des Urédinées passent régulièrement, avant de donner naissance aux spores, d'un état binucléé à un état uninucléé par suite de caryogamie. Cette fusion nucléaire s'opérant dans la baside, avait, à leurs yeux, la valeur d'une fécondation [41].

Soupçonnant des faits identiques chez les Ascomycètes, DANGEARD [43-44] parvenait, grâce à de patientes recherches, à découvrir dans la cellule-mère de l'asque du champignon entrant dans l'espèce lichénique *Borreria ciliaris*, une fusion de noyaux semblable à celle qu'il avait observée dans la baside. Il retrouvait le même phénomène, beaucoup plus net, dans *Peziza vesiculosa* et d'autres types appartenant à diverses familles d'Ascomycètes. Les travaux qui ont suivi ont tous confirmé ces résultats.

La généralité de cette caryogamie « dangeardienne » et son accomplissement à un stade précis du cycle évolutif, lui confèrent une importance capitale ; elle devient pour DANGEARD la réalisation même de la fécondation chez les Eumycètes.

Voici comment ce savant a conçu la sexualité dans ce groupe d'êtres. L'adaptation de ces derniers, dont les ancêtres lointains étaient aquatiques, au milieu aérien,

a produit en eux des transformations morphologiques et physiologiques profondes. L'acte fécondateur, en particulier, a subi un déplacement dans le temps et dans l'espace. Chez les Ascomycètes, à l'exception de quelques types archaïques, très instructifs à ce point de vue, il ne s'accomplit plus dans des organes différenciés placés à la base du périthèce, organes qui, du reste, ont disparu dans bien des cas, mais à un stade plus avancé, dans la cellule-mère de l'asque. Il ne s'agit donc plus ici de deux organes, plus ou moins dimorphes, dont l'un déverserait dans l'autre son protoplasme et son noyau; mais d'une caryogamie à laquelle participent deux éléments nucléaires qu'un processus, plus ou moins compliqué, a préalablement rapprochés dans une même cavité cellulaire placée à la base de l'asque. Comme il fallait s'y attendre, le caractère sexuel de cette caryogamie a été contesté, mais DANGEARD [50] fournissait des arguments d'une grande force en faveur de ses idées.

En 1894, l'on se trouvait donc en face de trois doctrines : celle de DE BARY, orthodoxe en ce sens qu'elle était conforme aux idées reçues puisque la fécondation, chez les Ascomycètes, s'effectuait entre gamètes différenciés, dans des conditions semblables à celles déjà établies pour d'autres groupes ; celle de BREFELD et de VAN TIEGHEM qui niait la sexualité dans les Champignons supérieurs ; enfin, la doctrine, en quelque sorte subversive, de DANGEARD que nous venons de rappeler.

Mais peu après, HARPER [104] reprenant l'étude du *Sphærotheca Castagnei* (= *S. Humili*), annonçait qu'une perforation se produisait dans la double membrane séparant l'oogone de l'anthéridie et que le contenu de celle-ci passait dans celui-là, l'orifice se refermait ensuite, tandis que les deux noyaux se fusionnaient dans l'oogone. Ce processus est clairement représenté par les figures 7 et 8 de la planche accompagnant son mémoire. L'auteur étendait ses recherches, voyait à fond *Pyronema confluens* [107]

puis *Phyllactinia Corylea* [108] et concluait, pour ces espèces, à une fécondation précoce s'effectuant au début de la formation de l'appareil ascophore, dans des organes disposés à cet effet. Bien avant, d'ailleurs, les TULASNE [155], qui n'étaient que des organographes, avaient signalé une copulation entre macro. et microcyste chez le *Pyronema*. HARPER observait, en outre, la fusion d'angécienne dans *S. Castagnei*, *Ascobolus furfuraceus*, *Peziza Stevensonia*.

Présenter ainsi les faits, c'était admettre l'existence, chez les Ascomycètes, d'un phénomène particulier à ces organismes, inconnu ailleurs, celui d'une double fusion nucléaire intervenant à deux moments bien déterminés de leur cycle évolutif. HARPER interprétait la première fusion comme un acte sexuel, et la seconde comme un fait d'ordre purement végétatif destiné à rénover le noyau de la cellule-mère de l'asque et lui permettre l'accomplissement rapide de ses trois mitoses. Ces vues et celles de DANGEARD étaient inconciliables.

De nouvelles observations s'imposaient ; *S. Castagnei* était remis sur le chantier, et DANGEARD suivait pas à pas le processus par lequel s'édifie son périthèce. Or, il ne parvenait point à constater les faits avancés par son contradicteur. A aucun moment, il ne se produit de solution de continuité dans les parois en contact et le contenu anthéridien dégénère, puis disparaît *in situ*.

Plus tard, l'auteur [52] dans un vaste travail qui n'embrasse pas moins de trente-huit espèces, confirmait définitivement ses résultats antérieurs. Les organes considérés comme sexuels, ne sont plus que des témoins d'une fonction ancestrale disparue. Cette dernière n'a persisté, à ce stade, que dans quelques genres aberrants tels que *Dipodascus* et *Eremascus*, d'un très grand intérêt phylogénétique car l'on peut, grâce à eux, saisir le lien qui rattache les Champignons supérieurs à leurs ascendants siphomycètes.

Les choses devaient en rester là jusqu'en 1912. Mais à cette époque, CLAUSSEN [33] apportait des faits nouveaux à la suite d'une étude approfondie du *P. confluens*. Dans ce type, qui a le privilège d'exercer passionnément la sagacité des chercheurs, les noyaux anthéridiens ne se fusionneraient pas par paires avec leurs partenaires ascogoniaux, mais ils s'associeraient avec eux à la façon des dicaryons déjà décrits par MAIRE [119] chez les Basidiomycètes. Cet état se poursuivrait jusque dans les « crochets » ascogènes où s'effectue leur fusion.

A ces observations successivement organographiques et cytologiques, se sont, depuis, ajoutées les méthodes expérimentales. Elles ont révélé des cas, encore que peu nombreux, d'hétérothallisme chez les Ascomycètes. A cela, du reste, n'y avait-il pas lieu de s'attendre ? L'hétérothallisme est, en effet, connu depuis longtemps dans les Mucorinées par les travaux de BLAKESLEE [21] ; plus récemment, M^{lle} BENSAUDE [13] le découvrait chez les Basidiomycètes ; il eût été, par conséquent, bien étrange que des phénomènes de cette nature n'existassent pas chez les Ascomycètes. Or, dans ce dernier groupe, l'hétérothallisme a été mis en évidence par DODGE [58-59] dans les *Neurospora crassa* et *sitophila* et *Ascobolus magnificus*, par DERX [57] dans *Penicillium luteum*, par BETTS dans *Ascobolus carbonarius* [16].

Les travaux récents, par exemple ceux de VANDENDRIES et de ROBYN [156] sur les Coprins, ont révélé, dans les phénomènes de l'hétérothallisme, une complexité que l'on était loin de soupçonner au début. Les lois très simples que l'on avait établies se sont trouvées par la suite, et dans de nombreux cas, en contradiction flagrante avec les faits observés ; à mesure que ces derniers surgissaient, il fallait, de toute nécessité, chercher à les expliquer par des hypothèses nouvelles ou par une modification de celles déjà émises. La complexité à laquelle nous venons de faire allusion est telle que les auteurs précités se sont vus amenés,

dans un de leurs mémoires, à parler d' « imbroglio sexuel ».

Quels que soient les résultats déjà acquis et quels que puissent être ceux que l'avenir réserve, nous sommes convaincu qu'ils ne seront, à aucun moment, de nature à démolir l'édifice construit par DANGEARD parce que celui-ci a son fondement dans un fait qui a sur les autres les avantages suivants : 1^o il est d'une constance (nous serions tenté d'écrire fatalité) universellement reconnue ; 2^o il peut être homologué, si l'on ne s'embarrasse pas des détails accessoires, au fait qui, dans les autres groupes d'êtres, exprime la sexualité ; 3^o il donne lieu à des déductions simples, claires, procurant à l'esprit une satisfaction que ne sauraient donner les faits tels que HARPER les a présentés ou ceux offerts par l'hétérothallisme.

Il importe peu que les noyaux qui se fusionnent dans la cellule-mère de l'asque aient des origines ou très proches ou très lointaines, qu'ils proviennent du même thalle ou de thalles différents. Dans la vie de l'Ascomycète, l'acte qui, en définitive, porte le sceau de la sexualité est celui qui consiste dans la caryogamie ayant son siège à la base de l'asque. Cette caryogamie, prévue par DANGEARD et découverte, peu après, par lui n'avait pas, avant cet auteur, attiré l'attention des observateurs, entre autres de FISCH [72] et de GJURASIN [83] qui avaient cependant décrit et figuré avec précision, le dernier surtout, les cinèses s'effectuant dans les asques voisins.

Notre travail a été divisé en deux parties. La première, intitulée « Analyse des faits », est l'étude de dix espèces dont cinq intéressent la Pathologie végétale. Dans cette partie, nous avons décrit les faits les mieux observés, comparant nos résultats à ceux déjà obtenus et évitant, le plus possible, les développements spéculatifs.

Dans la seconde partie, que nous intitulons « Synthèse des faits », nous avons dégagé les généralisations qu'autorisent les faits précédemment observés.

Nous terminons par une conclusion très brève où nous nous sommes appliqué à mettre en relief les traits les plus saillants de ce vaste groupe des Ascomycètes dont les représentants, par la richesse des formes, la complication anatomique, la remarquable adaptation aux divers modes de la vie dépendante : saprophytisme, parasitisme, symbiose, sont si pleins d'intérêt pour qui se sent attiré par la recherche du Vrai.

TERMINOLOGIE

Pour faciliter l'étude des constituants figurés de la cellule, DANGEARD [56] a proposé de les désigner par des termes dont il nous paraît utile de rappeler ici les définitions, car nous avons eu à utiliser certains d'entre eux dans le présent travail.

Le *vacuome* est l'ensemble du système vacuolaire, parfois très compliqué, de la cellule. Jusqu'en 1916, on a cru que les vacuoles renfermaient un liquide purement aqueux et VAN TIEGHEM [160 bis] leur avait donné le nom significatif d'hydroleucites. Or, DANGEARD [54] a montré que le liquide vacuolaire renferme une substance colloïdale capable de précipiter dans certaines conditions. A l'état colloïdal, cette substance constitue le *chromidium*; une fois précipitée, elle se présente sous l'aspect de *corpuscules métachromatiques* qui, logés dans le vacuome, reçoivent le nom d'*endochromidies*.

Le *cytome* désigne tout un groupe d'éléments figurés très chromophiles, affectant la forme de grains, de bâtonnets, de fibrilles, parfois ramifiées, que l'on observe dans tous les cytoplasmes et qui se multiplient par division. Le *cytome* correspond au *chondriome* des auteurs, et les éléments qui le constituent deviennent les *cytosomes*. Ce dernier terme a été emprunté par DANGEARD à la cytologie animale qui l'appliquait à des objets mal définis.

Sous le nom d'*ergastome*, cet auteur comprend strictement les corpuscules lipoïdiques répandus dans le cytoplasme où ils se forment de novo. Ces *liposomes* ne doivent donc pas être confondus avec les corps osmiophiles que l'on peut rencontrer dans les plastes ou même dans le vacuome.

TECHNIQUE

I. — Etude du Noyau.

A. *Fixation.* — Cette opération a été, à peu près constamment, faite sur place et à un moment aussi rapproché que possible de celui de la récolte. La fixation doit être très rapide ; c'est une nécessité qu'il ne faut jamais perdre de vue si l'on ne veut pas s'exposer à de graves mécomptes et à des pertes de temps et de matériel. Il faut varier les méthodes suivant les objets à fixer.

En général, les fragments provenant des Champignons charnus tombent au fond des tubes contenant les liquides fixateurs au bout de quelques minutes ou même de quelques secondes. Dans ces conditions, nous nous sommes servi des fixateurs ci-après :

Liquide de Bouin :

Solution aqueuse saturée d'acide picrique	30 cm ³
Formol à 40 %	5 —
Acide acétique cristallisable.....	1 —

Liquide de Nawaschin :

Solution aqueuse à 1 % d'acide chromique.....	10 cm ³
Formol à 40 %	4 —
Acide acétique cristallisable.....	1 —

Mélange de Flemming :

A. {	Solution aqueuse à 1 % d'acide chromique....	25 cm ³
	Acide acétique cristallisable	10 —
	Eau distillée.....	55 —
B.	Solution aqueuse à 1 % d'acide osmique.....	10 cm ³

On mélange les liquides A et B au moment de s'en servir.

Le matériel était laissé pendant vingt-quatre heures dans les deux premiers fixateurs et de vingt-quatre à quarante-huit heures dans celui de Flemming.

Ce dernier fixateur donne des différenciations nucléaires d'une netteté que n'atteignent pas tout à fait les deux autres ; en outre, il met remarquablement en relief les membranes cellulaires. Par contre, il brunit fortement les matériaux riches en substances osmioréductrices ; c'est le cas, par exemple, pour les périthèces jeunes des Erysiphées. Les bains ultérieurs dans l'eau oxygénée, même prolongés, ne parviennent à faire disparaître cet inconvénient qu'en partie, de sorte que, dans bien des cas, il devient difficile, sinon impossible, de se rendre nettement compte de l'architecture du noyau, ce dernier se trouvant plus ou moins masqué par les corpuscules lipidiques noircis placés à proximité. Pour ces raisons, nos préférences vont aux deux premiers fixateurs et plus particulièrement au Bouin.

Pour les échantillons difficiles à fixer, ce qui a été précisément le cas pour les Erysiphées, il y a lieu de distinguer. Sur le lieu même de la récolte, alors qu'il nous était impossible de recourir à l'appareil à faire le vide, nous avons utilisé le fixateur de Duboscq-Brasil (= Bouin alcoolique) :

Solution à 1 % d'acide picrique dans l'alcool à 80°..	150 cm ³
Formol à 40 %	60 —
Acide acétique cristallisable	15 —

Dans cette liqueur, les fragments de feuilles parasitées descendent au fond des tubes au bout de quelques minutes. L'alcool que contient cette liqueur provoque une contraction, plus ou moins grande, suivant les espèces, du cytoplasme, mais celle-ci n'a paru troubler en rien les dispositifs mitotiques dans les asques, ce qui était pour nous l'essentiel.

Nous ne nous sommes servi des fixateurs sans alcool que lorsque la fixation a eu lieu au laboratoire où sa rapidité nécessaire était assurée grâce à l'intervention de la trompe à eau.

Du reste, même pour les pièces charnues, très faciles à fixer, nous n'avons pas négligé, chaque fois que nous l'avons pu, un court passage à la trompe.

Pour les opérations ultérieures de lavage, de déshydratation et de désalcoolisation, nous avons suivi à la lettre les indications contenues dans les traités de LANGERON [112] et de DOP et GAUTIÉ [60].

B. *Inclusion*. — Le bain de paraffine doit être renouvelé quatre ou cinq fois et les pièces *doivent y séjourner jusqu'à ce que l'imprégnation soit parfaite*. Ici, l'expérience personnelle guide beaucoup mieux que ne le font les ouvrages de technique microscopique. En général, vingt-quatre à quarante-huit heures de séjour suffisent quand on a affaire à des objets charnus. Mais pour les espèces parasites et saprophytes, croissant sur des substratums renfermant des tissus lignifiés ou cutinisés, donc très difficiles à se laisser pénétrer, la durée du bain doit être de *quatre ou cinq jours* et même *parfois plus*. Le cas s'est présenté, par exemple, pour nos fragments de feuilles de Chêne attaquées par *M. quercina*, qu'il nous a fallu laisser plus de six jours dans la paraffine fondue pour obtenir une imprégnation complète et, partant, de bonnes coupes. C'est un stade très important de la technique sur lequel, selon nous, l'attention des débutants ne saurait être trop attirée.

C. *Coloration*. — Les coupes, d'une épaisseur de $2,5\ \mu$, $5\ \mu$ le plus souvent, et $10\ \mu$, selon les objets à étudier, collées en séries sur lames puis déparaffinées, ont été plongées dans un bain à 4 % d'alun de fer ammoniacal pendant vingt-quatre heures, puis transportées, après lavage rapide à l'eau distillée, dans l'hématoxyline de Heidenhain, de formule :

Hématoxyline	1 gr.
Alcool à 90°	10 cm ³
Eau distillée.....	80 —
Glycérine	10 —

où elles demeureraient de vingt-quatre à trente-six heures. Bien que l'on puisse, dans de nombreux cas, réduire considérablement la durée de ce dernier bain en activant l'action du colorant par un chauffage calculé, nous n'avons pas recouru à cette méthode ; nous ne pouvons donc savoir quels résultats elle nous eût donnés.

Le procédé de Heidenhain est celui que nous avons utilisé couramment dans nos recherches. C'est celui qui nous a donné les meilleurs résultats.

Dans les préparations montées au baume, les membranes présentent une réfringence qui rend quelquefois difficile leur observation. Nous avons remédié à cela par une coloration complémentaire à l'orange G en solution saturée dans l'essence de girofle, que nous faisons intervenir au moment du passage dans le bain de xylol précédant immédiatement le montage au baume. Ce colorant se fixe sélectivement sur les membranes cellulaires, tant du Champignon que des hôtes, lesquelles prennent une coloration jaune-orangé plus ou moins pâle qui en facilite la lecture. A défaut d'orange G, on peut employer le rouge Congo en solution aqueuse saturée que l'on fait agir après coloration à l'hématoxyline.

La différenciation à l'alun de fer, après coloration par l'hématoxyline, est une opération des plus délicates ; elle constitue un gros écueil, au début. Il faut, pour la bien réussir, employer des solutions d'alun de fer faibles, 2 à 3 %, jamais plus et suivre, avec beaucoup d'attention, sous le microscope, la marche de la régression. Lorsqu'une préparation montée au baume depuis plusieurs jours, ou même plusieurs semaines, est insuffisamment décolorée, on peut, en reprenant la série des manipulations en sens inverse, la démonter, puis amener au point désiré la diffé-

renciation par l'alun et enfin la remonter. C'est un procédé auquel nous avons eu souvent recours.

Outre la coloration par la méthode de Heidenhain nous avons quelquefois utilisé :

- 1^o La double coloration fuchsine acide-vert lumière ;
- 2^o La triple coloration de Strasburger, telle qu'elle est indiquée dans le *Dop* et *Gautié*.

Cette dernière venait après fixation au Flemming. D'une façon générale, les résultats sont moins sûrs que ceux obtenus par l'hématoxyline avec ou sans coloration complémentaire.

II. — Étude du Cytome.

Nous avons étudié cette formation chez trois espèces. Pour aucune, la méthode des colorants vitaux, à l'aide du vert janus ou du violet dahlia, ne nous a bien réussi. Par contre, celle de Regaud nous a donné toute satisfaction.

Les pièces ont été fixées au Regaud :

Bichromate de potassium en solution aqueuse à 3 %...	4 parties
Formol à 40 %	1 —

Il est nécessaire de faire agir la trompe pour hâter la chute du matériel au fond des tubes. Au bout de trois à six jours, le liquide précédent était remplacé par une solution aqueuse à 3 % de bichromatè de potassium. Ce dernier est un mordant, dont l'action varie énormément d'un matériel à l'autre. Pour l'une de nos espèces, un mordantage de huit jours a suffi, alors que trois semaines ont été nécessaires pour les deux autres.

Après lavage à l'eau courante pendant vingt-quatre heures, passage dans la série des alcools, puis xylol et ensuite inclusion et coupes en séries d'épaisseur de 2 à 2,5 μ au plus, venait la coloration à l'hématoxyline selon la formule

indiquée plus haut. Les traités recommandent de laisser vingt-quatre heures dans le colorant, mais il peut être avantageux de faire agir ce dernier durant trente-six et même quarante-huit heures. Il importe avant tout de couper très fin, sinon la coloration des *cytosomes* reste défectueuse.

III. — Etude de quelques autres constituants cellulaires.

Nous avons mis le *glycogène* en évidence en faisant agir sur matériel entre lame et lamelle le liquide de Lügol fort.

Les *liposomes* peuvent être quelquefois observés sans artifice de coloration ; c'est, par exemple, le cas dans les filaments mycéliens du *Pyronema confluens* ; mais il est prudent de vérifier par les réactifs ; nous nous sommes servi de l'acide osmique en solution aqueuse à 0,5 % qui brunit les granules lipidiques, et du Soudan III en solution alcoolique qui les colore en rouge. En outre des observations sur matériel frais, nous avons également étudié l'*ergastome* sur échantillons fixés au Flemming.

PREMIÈRE PARTIE

ANALYSE DES FAITS

I. — *Galactinia succosa* (Berk.) Cooke.

Habitat. — Cette espèce a été récoltée à Saint-Seurin-de-Cadourne (Gironde), au mois de septembre 1930, sur le sol argilo-siliceux d'un petit bois où domine le genre *Quercus*.

L'étude de cette Pézize est pleine d'intérêt. Les organes fructifères en sont de grandes dimensions, les figures mitotiques des asques sont relativement nombreuses et présentent des détails d'une grande netteté ; enfin, on peut y suivre, pour ainsi dire pas à pas, le mode de formation des ascospores.

L'hyphe ascogène. — En 1903, MAIRE [120] a signalé chez *G. succosa*, un mode de formation de l'asque différent de celui que l'on rencontre en général. Il n'y a pas recourbement en crosse de la partie terminale de l'hyphe, avec formation de l'asque aux dépens de l'avant-dernière cellule du filament ; en d'autres termes, le « crochet » découvert par DANGEARD [43-44] en 1894 chez *Peziza* (= *Pustularia*) *vesiculosa*, et observé depuis dans nombre d'Ascomycètes, n'existe pas ici. L'asque a pour origine la cellule terminale d'une série d'articles pourvus chacun d'un dicaryon (Fig. 1, Pl. XXIX). Mais ce processus n'est pas le seul. Il peut arriver, en effet, que le pénultième article de l'hyphe donne également naissance à un asque. Nous dirons comment un peu plus loin. Le processus est d'ail-

leurs connu chez d'autres espèces, mais il semble bien n'avoir pas été encore signalé chez la Pézizinée dont nous nous occupons en ce moment.

Les carpophores que nous avons examinés étaient adultes et toute la substance protoplasmique se trouvait condensée dans les deux, plus rarement les trois, articles apicaux des hyphes fructifères. Ces articles, volumineux, ont de 12 à 15 μ de hauteur sur 3,5 à 4,5 μ de largeur. Le cytoplasme y est riche en granulations chromophiles ; le vacuome s'y trouve représenté par des vacuoles à peu près sphériques plus ou moins volumineuses. Ce qui frappe, c'est la présence régulière de deux noyaux dans chacun de ces articles (Fig. 1 et 3, Pl. XXIX). Cet état rappelle fort bien les associations nucléaires couplées des mycéliums secondaires des Basidiomycètes, auxquelles MAIRE [119] a donné le nom de « syncaryons ». Dans *G. succosa*, ces noyaux, au repos, sont pourvus d'un gros nucléole central ou périphérique, d'une caryolympe abondante et d'une membrane nucléaire nette contre laquelle sont souvent appliquées, du côté externe, quelques granulations.

Nos échantillons ne nous ont pas permis d'étendre nos observations aux articles de l'hyphe inférieurs au troisième, de façon à pouvoir remonter jusqu'à l'origine possible, dans les couches profondes du carpophore, du dicaryophyte et de saisir le processus par lequel naît ce dernier. Certains aspects laissent supposer, toutefois, que cette origine n'est pas lointaine et que l'hyphe n'est formé que de quelques articles.

L'asque, avons-nous dit, peut être engendré aux dépens, non seulement de l'article terminal, mais parfois aussi de l'article sous-jacent. Le processus s'annonce par une légère déformation intéressant la région latérale supérieure de la paroi (Fig. 2, Pl. XXIX), voisine de la cloison transversale qui sépare cet article de l'article ultime. Le processus, en s'accusant, ne tarde pas à donner lieu à un diverticule (Fig. 3, Pl. XXIX) qui s'emplit de cytoplasme. Peu après,

l'on se trouve en présence d'un rameau latéral qui s'élève parallèlement à l'asque terminal et dans lequel s'est engagé le contenu, protoplasme et noyaux, de l'article générateur (Fig. 4, Pl. XXIX). Par la suite, les noyaux se fusionnent et l'appareil devient finalement un asque.

En somme, deux cas peuvent se présenter. Dans l'un, qui est le plus fréquent, seul l'article terminal évolue en asque ; dans l'autre, plus rare, l'article pénultième suit également le même sort. Ce dernier fait a dû échapper à MAIRE, lequel, dans une même note, le signale chez *Acetabula acetabulum* et n'en parle pas pour *G. succosa* [119 bis].

Ce mode de multiplication des asques dans les cupules doit être assez répandu. Il a été signalé dans *Geopyxis Catinus* par GUILLIERMOND [98] ; nous l'avons rencontré dans *Arachnopeziza Aurelia*, type très intéressant, qui sera étudié tout à l'heure ; il existe ailleurs.

Les mitoses dans l'asque. — Le noyau double de la cellule-mère (Fig. 2, Pl. XXIX) a une constitution assez uniforme. Son nucléole a un volume nécessairement double de celui de chacun des deux nucléoles des noyaux primaires ; dans l'enchylème, l'on n'aperçoit, dans la courte période de repos qui suit la fusion, aucune trace de matériel chromatique, hormis le nucléole ; contre la face externe de la membrane d'enveloppe du noyau, sont appliquées des granulations chromophiles de diverses dimensions dont MAIRE [120] a cherché à expliquer le rôle. Ces corps, comme le montrent nos figures, disparaissent graduellement au cours des cinèses, puis se reconstituent pendant les intercinèses.

a) MITOSE HÉTÉROTYPIQUE : L'entrée en prophase s'annonce par un accroissement assez considérable du volume du noyau dû, sans doute, au passage dans ce dernier, au travers de la membrane, de substances venant du cytoplasme. Le noyau est, à ce moment, sphérique ; son diamètre peut atteindre la largeur même de l'asque, de

sorte qu'aux extrémités d'un diamètre transversal, il y a contact entre la membrane nucléaire et la paroi de l'asque ; il peut même y avoir pression réciproque, ce qui amène le noyau à prendre une forme un peu ovoïde tandis que l'asque présente à ce niveau un renflement circulaire.

La prophase hétérotypique offre une succession remarquable de stades sur lesquels nous allons maintenant porter toute notre attention. Dès le début, le nucléole, s'il occupait précédemment une position à peu près centrale, se porte à la périphérie jusqu'à venir au contact, souvent, de la membrane nucléaire. En même temps, la substance chromatique s'organise en un réseau lâche de filaments, plus ou moins sinueux, qui viennent s'appuyer sur différents points de la paroi du noyau et souvent aussi de la surface du nucléole. Le dispositif peut, dans son ensemble, prendre des aspects très variés, embrasser toute la cavité nucléaire ou une partie seulement (Fig. 5, 6 et 7, Pl. XXIX). Quoi qu'il en soit, un fait se produit et nous devons le noter à cause de sa constance et aussi de son importance : certains segments du lacs se trouvent disposés côte à côte (Fig. 5, 6 et 7, Pl. XXIX). Ce parallélisme de certains tronçons correspond au stade que GRÉGOIRE [85] a tout d'abord caractérisé ainsi : « filaments minces parallèles deux à deux » et qu'il a, quelques années plus tard [87], nommé *zygonema*.

Chez *G. succosa*, il semble bien, d'après nos observations, que le stade ci-dessus soit le premier de la prophase hétérotypique. En tout cas, nous n'avons pas réussi à voir de « filaments minces » qui ne fussent pas accompagnés du parallélisme de certains segments ; autrement dit, le *leptonema* [87] semble faire défaut.

Une question qui a été très débattue, est celle de savoir si cette disposition côte à côte des filaments chromatiques était due à un rapprochement latéral ou à un repliement de ces derniers, lesquels, après s'être tout d'abord unis bout à bout, se seraient ensuite infléchis les uns sur les

autres. D'où les deux théories du *para-* et du *métasynapsis*. Les aspects offerts par notre matériel ne nous ont pas permis de conclure dans un sens ou dans l'autre ; mais les raisons qui militent en faveur du *parasynapsis* et que GRÉGOIRE [85], en particulier, a exposées avec tant de soin, inclinent nos préférences vers cette dernière théorie.

L'on s'est encore demandé si ces filaments parallèles ne résultaient pas d'une scissure longitudinale ou, en d'autres termes, du clivage d'un filament d'abord unique. L'observation attentive des dispositions, relativement nombreuses, rencontrées dans nos coupes, nous permet d'être très affirmatif. Lorsqu'il s'agit d'une fente, comme le remarque très justement GRÉGOIRE, « les deux moitiés sont toujours étroitement rapprochées » ; dans l'hétérotypie, au contraire, les « filaments jumeaux présentent souvent, dès leur apparition, des écartements considérables, extrêmement frappants. Il est presque évident, à première vue, qu'il n'y a pas là un filament unique qui se clive, mais qu'il s'agit plutôt de l'écartement de deux filaments autonomes entrelacés. Cela plaide vivement en faveur de l'hypothèse d'un accollement antérieur qui se relâcherait à ce moment ».

Or, dans *G. succosa*, les cordons chromatiques sont souvent fort distants les uns des autres, quoique parallèles (Fig. 7, Pl. XXIX) ; on est donc obligé d'admettre, non la division d'un cordon unique et homogène, mais le rapprochement, par suite de la caryogamie dangeardienne, de corpuscules chromosomiques ayant deux origines différentes.

Quand la différenciation est très poussée, les filaments montrent, sur leur trajet, des masses irrégulières de forme et de volume (Fig. 7, Pl. XXIX), d'une chromatité plus prononcée que celle du filament qui leur sert de substratum. Ce stade marque donc l'individualisation de la substance chromatique. Il semble bien que la chromatine, d'abord uniformément répartie sur le substratum, se con-

dense ensuite autour de certains points en quelque sorte privilégiés.

Le *synizesis*, toujours des plus nets, paraît bien se produire à ce moment. Il est le résultat d'une contraction du matériel chromatique qui n'occupe plus alors qu'une partie restreinte du noyau (Fig. 8 et 9, Pl. XXIX). Le nucléole est presque toujours à l'écart de la pelote synizesique à laquelle le relie souvent un mince tractus (Fig. 8, Pl. XXIX).

Au stade suivant, les chromosomes sont d'abord agglomérés, constituant ainsi un amas vaguement muriforme (Fig. 10, pl. XXIX), puis ils s'écartent les uns des autres et l'on peut, dès lors, les dénombrer (Fig. 11, Pl. XXIX). Nous en comptons huit. Nos observations sont donc conformes à celles de GUILLIERMOND [94] et en désaccord avec celles de MAIRE [122] qui admet chez *G. succosa* l'existence de protochromosomes en nombre variable. Au moment où les chromosomes sont ainsi nettement définis, l'on ne trouve plus trace du matériel achromatique, sauf dans quelques cas sur lesquels nous aurons à revenir tout à l'heure. Nous ne pouvons expliquer comment les corps chromosomiques parviennent à se dégager de leur substratum, ni comment ce dernier disparaît au sein du noyau ; sa résorption s'effectue brusquement.

C'est alors qu'apparaît, de façon soudaine, le fuseau représenté par des lignes divergentes issues d'un point dont la position est incontestablement intranucléaire, bien que, très souvent, tangente à la membrane d'enveloppe du noyau. En ce point, se trouve une masse sphérique, très chromophile, qui n'est autre qu'un centrosome (Fig. 11, Pl. XXIX). Fuseau et centrosome, dans l'espèce considérée, sont bien d'origine nucléaire ; nous sommes donc de l'avis de MAIRE [122], malgré les doutes émis par GUILLIERMOND à ce sujet.

A partir de ce moment, le noyau diminue graduellement de volume, et de sphérique qu'il était approximativement, il tend à devenir de plus en plus ellipsoïdal. Les granula-

tions dont il est entouré diminuent de nombre et de volume ou même disparaissent à la métaphase ; elles se reforment au cours des intercinèses.

Puis, l'on assiste à une succession de phénomènes remarquables que l'on a ici l'avantage de pouvoir mettre en évidence beaucoup plus aisément que dans beaucoup d'autres objets. Les chromosomes sont rassemblés à la base du cône formé par les lignes (1) fusoriales émanées du centrosome ; dès ce stade, ils montrent parfois un appariement manifeste (Fig. 11, Pl. XXIX) qui se retrouve à des stades plus avancés. Le centrosome se divise en deux autres et de chacun d'eux, se détache un pinceau de lignes achromatiques. Les centrosomes s'éloignent graduellement l'un de l'autre (Fig. 10 et 12, Pl. XXIX) et vont se placer aux deux pôles du noyau. Les deux demi-fuseaux sont entraînés dans ce mouvement, de sorte que quand ce dernier est terminé, les deux cônes se trouvent réunis par leurs bases formant ainsi un fuseau complet. Pendant que se déroulent ces phénomènes, les chromosomes restent inclus dans le fuseau et tendent à se séparer en deux groupès de chacun quatre éléments (Fig. 12, Pl. XXIX). Ils occupent, un peu plus tard, la région moyenne du fuseau où ils se placent plus ou moins approximativement dans un plan transverse coïncidant avec celui de la rencontre des deux bases des deux demi-fuseaux primitifs ; l'on arrive ainsi au stade de la plaque équatoriale.

Dans les dernières figures prophasiques, on constate, avons-nous dit, un rapprochement par paires des éléments chromosomiques. Ce fait se voit parfaitement bien dans

1. Nous employons à dessein, dans nos descriptions, le terme de « lignes » fusoriales parce qu'il a sur celui de « fibres », si souvent utilisé, l'avantage de ne rien préjuger de la structure des constituants du fuseau. Cette réserve nous paraît d'autant plus justifiée, que des expériences, relativement récentes, de microdissection, celles de Chambers notamment, semblent prouver que le fuseau achromatique est formé par des canalicules ténus renfermant une substance liquide et non par des parties solides susceptibles d'être comparées à des fibres.

la Figure 13, Planche XXIX. Au centre du fuseau on peut remarquer une masse de forme irrégulière, volumineuse, de chromaticité moindre que celle des chromosomes environnants et qui n'a certainement rien à voir avec ceux-ci. La présence de cette masse, qui ne peut être interprétée que comme un vestige du substratum achromatique, n'est pas quelque chose de tout à fait exceptionnel dans nos préparations. Il ne faudrait pas au cas où, dans d'autres figures, elle se présenterait morcelée ou réduite à un petit amas dont la forme et le volume rappelleraient ceux des vrais chromosomes, confondre ces derniers avec les fragments vestigiels de la substance achromatique. Dans de telles circonstances, c'est la différence de chromaticité qui peut seule permettre de juger de la nature chromosomique ou non de l'objet examiné.

Si nous insistons beaucoup sur ce point, c'est que nous sommes convaincu que dans certaines espèces, dont l'une est précisément étudiée dans ce travail, des observateurs, mis en présence de phénomènes cinétiques, ont pris pour des chromosomes et compté comme tels des corps qui n'en étaient pas. C'est un sujet très important sur lequel nous avons tenu tout de suite à attirer l'attention et qu'il nous faudra examiner, tout à l'heure, en détail lorsque nous nous trouverons en face de quelques faits précis.

L'appariement des chromosomes, dont nous avons parlé plus haut, correspond au stade *diacinétiq*ue, le dernier de la prophase hétérotypique. Il existe, chez *G. succosa*, quatre paires ou, autrement dit, quatre *gemini*. Ces chromosomes bivalents ont été observés d'abord par MAIRE et, ensuite, par GUILLIERMOND, qui avaient évalué leur nombre à quatre au stade de la plaque. Mais depuis, le second auteur [94], ayant repris l'étude de *G. succosa*, a conclu à l'existence, non plus de quatre, mais de huit chromosomes à chacune des trois mitoses dans l'asque.

Nos propres observations nous conduisent à partager l'opinion de MAIRE. La Figure 14, Planche XXIX, montre,

en effet, un début d'anaphase où l'on voit, de part et d'autre de l'équateur, quatre chromosomes se dirigeant vers un pôle du fuseau. Ces derniers résultent d'un partage des chromosomes qui s'étaient précédemment appariés.

Nous sommes également de l'avis de MAIRE qui admet un second partage des chromosomes au cours de l'anaphase, quoique nous n'ayons pu suivre le processus suivant lequel se fait cette division des bâtonnets chromosomiques. Dans les figures 15, 16 et 17 de la Planche XXIX, où l'on assiste au déplacement progressif des chromosomes en marche vers les pôles, on compte, en effet, et très sûrement, huit chromosomes à chacune des extrémités du fuseau. L'existence, à ce moment tardif de l'anaphase, de huit chromosomes ne peut s'expliquer autrement que par la division des quatre chromosomes rencontrés tout à fait au début de l'anaphase (Fig. 14, Pl. XXIX).

En somme, voici comment doivent s'interpréter les faits observés. Le nombre des éléments chromosomiques qui s'individualisent au cours de la prophase de la division hétérotypique est constant et égal à huit. L'erreur de MAIRE admettant l'existence d'un nombre variable de protochromosomes, peut venir de ce que ce cytologiste a pu prendre pour tels, des petits amas de substance parfois disséminés entre les chromosomes et qui ne sont que des reliquats du substratum achromatique abandonné, au moment de la *diacinèse*, par les chromosomes en train de se rapprocher pour constituer les *diades*. Ces reliquats peuvent persister longtemps. Dans la Figure 16, Planche XXIX, que nous donnons à dessein, ne voit-on pas, par exemple, entre les deux groupes anaphasiques des chromosomes, à égale distance de chacun d'eux, des traînées chromophiles portant des granules que l'on pourrait, à la rigueur, interpréter comme des chromosomes attardés ? Mais la Fig. 17, Planche XXIX, où l'on voit un fuseau absolument débarrassé de tout reliquat et ne portant que les deux groupes polaires des chromosomes, lève tout doute à ce sujet.

Les huit chromosomes représentent le stock diploïde de l'espèce ; ils s'associent par paires et donnent ainsi quatre *bivalents*. L'anaphase est marquée par la séparation de ces chromosomes accouplés ; il se produit ensuite un second partage, de sorte qu'à la fin de l'anaphase chaque groupe polaire comprend huit chromosomes. MAIRE a admis que ce dernier partage pouvait se faire irrégulièrement et que, dans ce cas, les stocks polaires pouvaient ne pas comprendre huit chromosomes exactement. Nos préparations ne nous montrent pas cette irrégularité (Fig. 15, 16 et 17, Pl. XXIX).

L'axe du fuseau est parallèle à celui de l'asque, mais il peut parfois être assez incliné par rapport à lui. Dans la première mitose comme dans les deux autres, la membrane nucléaire persiste jusqu'à la fin du phénomène et le nucléole reste inchangé. GUILLIERMOND [94] observe que les chromosomes, pendant leur déplacement vers les pôles, sont dispersés sur toute l'étendue du fuseau. Les choses se passent ainsi, en effet, mais il peut y avoir exception (Fig. 15, Pl. XXIX).

b) MITOSE HOMOTYPIQUE : A la prophase (Fig. 18, Pl. XXIX, noyau supérieur), nous retrouvons bien les huit chromosomes que nous avons laissés à l'anaphase de la première division. Ces chromosomes s'unissent deux à deux ; cela ne fait aucun doute, car à la métaphase, nous ne voyons plus que quatre éléments chromosomiques à la plaque (Fig. 20, Pl. XXX). A l'anaphase, les deux parties qui constituent chacun de ces derniers se séparent (Fig. 19, Pl. XXX, noyau supérieur) ; il se forme donc deux groupes comprenant chacun quatre chromosomes-fils ; l'un de ces groupes se rend à un pôle, l'autre va au pôle opposé.

Les axes des fuseaux sont, ici encore, parallèles à celui de l'asque. Autour des centrosomes, le cytoplasme se montre presque toujours plus condensé que partout ailleurs, mais nous n'avons vu que rarement des asters nets (Fig. 13 *bis*, et 20, Pl. XXX).

c) MITOSE TYPIQUE : Nous l'avons rencontrée assez fréquemment dans nos coupes. Son étude est difficile à cause de la petitesse des figures. On peut, néanmoins, se rendre compte qu'il existe bien quatre chromosomes au stade de la plaque équatoriale (Fig. 21 et 22, Pl. XXX). Ces derniers se divisent et chacun des huit noyaux-fils formés reçoit quatre chromosomes.

Les axes des fuseaux ont une direction à peu près constamment transversale.

Les observations précédentes nous amènent donc à confirmer celles faites autrefois par MAIRE, sauf, cependant, en ce qui concerne les protochromosomes dont nous n'avons pu constater l'existence. Les divisions réductrices offrent indiscutablement les caractères précis de l'hétéro- et de l'homotypie.

Le mode de formation des ascospores. — L'on doit à HARPER [105-106] les premières observations précises sur le processus selon lequel les spores s'individualisent graduellement aux dépens de la masse cytoplasmique homogène et polyénergide de l'asque. L'auteur a notamment étudié, à ce point de vue, *Lachnea scutellata*, *Erysiphe Cichoracearum*, *Phyllactinia Corylea*. Il a reconnu que les ascospores se constituent d'après un procédé, toujours le même, qu'il nomme « free cell-formation », expression qui avait été déjà employée par STRASBURGER : « freie Zellbildung ».

Dans *G. succosa*, les phénomènes sont faciles à observer. Après la télophase de la troisième cinèse, les huit noyaux nouvellement formés occupent dans l'asque, par suite de l'orientation transversale des fuseaux, une position distique (Fig. 23 et 24, Pl. XXX).

En observant très attentivement les noyaux, on remarque que certains d'entre eux présentent une petite protubérance conique (Fig. 25, Pl. XXX) dont la pointe correspond au centrosome ; on peut, en outre, quelquefois, distinguer

un tractus ténu, un peu moins chromophile que ne l'est le nucléole, reliant celui-ci à l'extrémité du bec. Il s'est passé ceci : le centrosome s'est écarté légèrement du noyau, mais dans ce déplacement, il a entraîné le point de la surface de la membrane par lequel il était en contact avec celle-ci. Cet étirement a provoqué la formation de la petite saillie conique.

D'autre part, les rayons astériens s'inclinent vers le noyau (Fig. 23, 24, 26, Pl. XXX), et c'est selon la surface courbe par laquelle passent ces rayons que s'organise la membrane d'enveloppe de la spore. De tels aspects peuvent persister longtemps, car sur des spores complètement formées, il n'est pas rare de retrouver des vestiges d'irradiations astériennes et même de centrosome au point de rencontre de ces dernières (Fig. 27, 30, Pl. XXX).

La délimitation de la spore, commencée à partir du centrosome, s'étend progressivement au delà des lignes incurvées de l'aster et il arrive un moment où l'organe reproducteur se trouve complètement individualisé. Sa forme ellipsoïdale se précise ; le noyau se trouve tout d'abord placé vers l'une des extrémités, celle occupée par le centrosome (Fig. 26, 27, 29, Pl. XXX) ; dans la région opposée au noyau, l'on voit apparaître l'une des deux gouttelettes qui, à l'état adulte, sont énormes et constituent l'un des caractères de l'ascospore de cette espèce. Peu après, l'on trouve le noyau au centre ; à la place qu'il vient d'abandonner, se dépose une seconde gouttelette (Fig. 30, Pl. XXX) symétrique de la première. La membrane de l'ascospore s'organise en deux couches, l'une interne, mince et hyaline, l'autre superficielle, épaisse et échinulée (Fig. 32, Pl. XXX).

Pour résumer cette longue étude, nous dirons que *G. succosa* est caractérisé :

1^o Par des hyphes ascogènes à articles binucléés dépourvus de boucles d'anastomose et dont les extrémités distales ne subissent pas de recourbement en crosse.

2° Par la formation des asques s'effectuant, dans tous les cas, aux dépens de la cellule terminale et aussi parfois aux dépens de l'avant-dernière.

3° Par la présence de quatre chromosomes, et non de huit, comme l'ont affirmé certains auteurs, à chacune des trois mitoses dans l'asque et par un double partage évident des bâtonnets chromosomiques, caractère particulier à l'hétérotypie.

II. — *Arachnopeziza Aurelia* (Pers.) Fuck.

Habitat. — Cette espèce a été récoltée à la fin du mois d'avril 1932 dans la forêt de Saint-Germain-en-Laye (Seine-et-Oise) où elle végétait sur des petites brindilles desséchées ; elle nous a été offerte par M. P. DANGEARD, alors assistant à la Sorbonne, aujourd'hui professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Bordeaux. L'étude de ce type est difficile à cause de la petitesse des objets. Nos observations ont porté sur l'hyphe ascogène, le mode de formation des asques, les divisions nucléaires dans ce dernier organe. Cette espèce ne semble pas avoir été étudiée cytologiquement.

L'hyphe ascogène. — Nous n'avons pu nous rendre compte de son origine. Dans de très petites cupules, mesurant à peine 70 μ de diamètre, les hyphes ascogènes étaient déjà entièrement développés et portaient même des cellules-mères d'asque avec leur noyau de fusion.

Toute la partie stérile du carpophore est constituée par un enchevêtrement serré de filaments mycéliens dont les articles mesurent de 7 à 12 μ environ de longueur. La membrane est très épaisse et la cavité axiale, qui a tout au plus 1,5 μ de diamètre, est remplie d'un protoplasme très chromophile, dans lequel l'on n'arrive pas à mettre nettement en évidence les noyaux.

Par contre, les hyphes ascogènes se prêtent mieux à l'observation cytologique. Ce qui frappe au premier abord, c'est la présence assez régulière d'un pont d'anastomose au niveau des cloisons transversales. Cette boucle est très développée, saillante, en demi-cercle ; une petite lumière existe entre elle et le filament porteur (Fig. 1, Pl. XXXI). Cette disposition rappelle exactement celle des mycéliums secondaires des Basidiomycètes.

De telles anastomoses ont été déjà signalées, notamment par Mc. CUBBIN [118] dans le genre *Helvella*, par BROWN [29], chez *Lachnea scutellata*, par CLAUSSEN [33], chez *Pyronema confluens* ; plus récemment, M. et M^{me} MOREAU [128-130] les ont rencontrées chez les Lichens. Le cas présenté par l'espèce dont nous nous occupons en ce moment, vient donc s'ajouter aux exemples déjà connus.

L'hyphe qui s'élève du fond de la cupule est formé d'articles binucléés, les noyaux étant en position superposée. Son processus d'accroissement est le suivant. A un moment donné, les deux noyaux de l'article terminal subissent une mitose simultanée, deux cloisons se constituent isolant une cellule ultime uninucléée, un article sous-jacent à deux noyaux, enfin une troisième cellule uninucléée. Pendant que se produisent ces phénomènes, l'extrémité du filament ascogène se recourbe en crochet ; la cellule de la pointe se trouvant alors très rapprochée ou même au contact de l'antépénultième, une anastomose s'établit entre les deux ; le crochet devient, dès lors, une boucle. L'article binucléé, qui occupe le sommet de la crosse, s'allonge suivant l'axe du filament, ses deux noyaux entrent, à un moment donné, en mitose conjuguée et tout se passe comme il vient d'être dit. Le processus a nécessairement une fin. Celle-ci a lieu lorsque les deux noyaux de l'avant-dernière cellule, qui se trouve, comme ses devancières, dans le prolongement de l'hyphe, subissent, non plus une mitose conjuguée, mais la fusion dangeardienne prélude de la formation de l'asque.

Les articles constitutifs de l'hyphe ascogène sont, dans *A. Aurelia*, longs, 6-7 μ , et leur diamètre très petit, 1,5 à 2 μ (Fig. 1 et 2, Pl. XXXI). Chacun d'eux, contient deux noyaux qui peuvent être ou très éloignés ou très rapprochés l'un de l'autre. Leur structure est simple ; on y observe un ou deux nucléoles volumineux, (Fig. 2 et 3, Pl. XXXI), une caryolympe plus ou moins abondante, et une membrane nucléaire distincte. Le volume de ces noyaux est tel, qu'ils ne peuvent être qu'en position superposée. Ce dernier fait doit être retenu ; il en sera de nouveau question dans la seconde partie de ce travail.

Ce qu'il faut également retenir, c'est la présence d'un dicaryophyte très développé, régulièrement flanqué de boucles d'anastomose.

La cellule-mère de l'asque. — La partie terminale de l'hyphe ascogène, avons-nous dit, se recourbe en « crochet », selon le mode décrit par DANGEARD [44]. La figure 5, Planche XXXI, représente la crosse au stade qui suit la division conjugulée des deux noyaux engagés dans la région apicale de l'hyphe. La courbure ne semble pas s'effectuer plus tôt ici, alors que dans d'autres objets, nous la voyons se produire avant que les deux noyaux entrent en division.

Puis, conformément au schéma habituel, deux cloisons se constituent qui délimitent trois articles (Fig. 4, 6 et 7, Pl. XXXI). L'article, ou plus exactement, la cellule terminale, a des caractères remarquables. Elle est souvent très allongée, très turgescente, le protoplasme y est toujours très dense et très chromophile. On a bien, à première vue, l'impression que cet élément a un rôle à jouer. De fait, dans bien des cas, son extrémité libre se met d'abord en contact étroit avec l'antépénultième cellule de l'hyphe, devenue, par suite de l'allongement de la cellule-mère de l'asque, la cellule-pied de cette dernière ; puis, les membranes en contact se résorbent, et les deux cellules commu-

niquent largement (Fig. 3 et 4, Pl. XXXI) grâce à ce pont d'anastomose. Dans la région moyenne, du pont, ou un peu au-dessus, s'établit une cloison (Fig. 3 et 4, Pl. XXXI). Les choses peuvent en rester là, ou bien la partie inférieure de la boucle reliée à la cellule-pied, émet un processus (Fig. 8, Pl. XXXI) dans lequel passent et le noyau de la cellule-pied et celui de la cellule terminale anastomosées. Le processus devient un long rameau latéral qui évolue en asque à la suite d'une caryogamie des noyaux (Fig. 9, Pl. XXXI).

Ce mode de multiplication du nombre des asques dans un conceptacle donné, par suite d'une transformation secondaire de l'antépénultième cellule de la crosse, comme il vient d'être dit, est comparable à celui que nous avons noté plus haut dans *G. succosa*. Or, il n'est pas le seul. Des branches latérales peuvent naître, en effet, non plus de l'article sur lequel repose immédiatement l'asque primaire terminant l'hyphe, mais d'un article plus inférieur bouclé (Fig. 10, Pl. XXXI). Dans ce cas, le rameau latéral, après avoir acquis une certaine longueur, recourbe son extrémité en crochet; les deux noyaux placés dans la courbure s'y divisent simultanément, des cloisons s'édifient entre les noyaux-fils, et de l'avant-dernière cellule binucléée, s'élève un asque. Dans notre Figure 10, Planche XXXI, on voit très bien ce dernier renfermant encore ses deux noyaux rapprochés et non encore fusionnés; mais la cellule terminale se trouve presque complètement cachée par l'article qui sert de pédoncule à l'asque terminal primaire de l'hyphe. Nous retrouvons, en somme, dans ce type, le même processus que celui que CLAUSSEN [33] décrivit et figura dans *Pyronema confluens*.

Les mitoses dans l'asque — La caryogamie peut être précoce ou bien très tardive. Dans le noyau de fusion, les nucléoles provenant des deux noyaux primaires, peuvent conserver quelque temps leur indépendance. C'est le cas

représenté par la Figure 11, Planche XXXI. Dans les nucléoplasmes mélangés, on voit un début d'individualisation du matériel chromatique sous forme de filaments, dont certains viennent au contact des nucléoles.

La première mitose.— Nous interprétons l'aspect ci-dessus noté, comme correspondant au leptonema des auteurs. Il caractérise le début de la prophase hétérotypique.

Il s'établit ensuite une disposition en réseau (Fig. 12 et 13, Pl. XXXI), où nous sommes arrivé à reconnaître, non sans difficulté, le parallélisme de certains tronçons. C'est le stade zygotène. La substance chromatique ne tarde pas à se condenser en petits amas, très souvent périphériques, avec une tendance à l'appariement (Fig. 13, Pl. XXXI) certaine, quoique bien moins évidente que chez *G. succosa*.

Dans bien des cas, nous constatons, dès ce stade, la disparition du nucléole sans que nous puissions dire ce qu'il devient. Les faits observés sembleraient confirmer la manière de voir de certains auteurs, LENOIR [114] en particulier, qui pensent que la substance nucléolaire sert à édifier les chromosomes. Cependant, nous nous garderons de conclure d'après un fait qui reste isolé. Chez les Ascomycètes, en général, le nucléole ne change ni de forme ni de volume au cours des phénomènes cinétiques ; il peut passer tôt ou tard dans le cytoplasme, mais on l'y retrouve à peu près inchangé (Voir Fig. 3 et 4, Pl. XL), sauf dans quelques cas (Fig. 1, 2, 3, Pl. XLII), où on ne l'aperçoit plus.

Au cours de la prophase, de bonne heure ou tardivement, la membrane disparaît. Ce fait, assez exceptionnel chez les Ascomycètes, doit être noté. Les mitoses se déroulent donc au sein d'une masse nucléoplasmique qui, à la périphérie, arrive à se confondre graduellement avec le cytoplasme (Fig. 14, 15, 16, Pl. XXXI).

La petitesse des objets et la rareté des divisions ne nous ont pas permis de nous rendre compte de la façon dont le

fuseau s'organise. Mais, nous avons pu mettre clairement en évidence des stades de métaphase montrant quatre chromosomes bivalents (Fig. 14, Pl. XXXI) groupés dans la région moyenne du fuseau, sans qu'il y ait de plaque équatoriale parfaitement définie. Les centrosomes sont très nets, mais nous ne pouvons préciser leur origine intra. ou extranucléaire. Si le nucléole est encore présent dans le noyau en métaphase que nous avons figuré, sous forme d'une lentille dans la partie inférieure de la masse du nucléoplasma; dans les cas les plus fréquents, nous ne trouvons plus trace de cet élément.

La seconde mitose. — Nous ne l'avons observée, avec netteté, que bien rarement dans nos coupes. La Figure 15, Planche XXXI, représente deux métaphases avec fuseaux dirigés à peu près parallèlement à l'axe de l'asque. Les centrosomes, comme des points minuscules, sont à la limite incertaine du nucléo. et du cytoplasma. Ici encore, nous avons pu compter, dans la région moyenne des fuseaux, quatre chromosomes de grosseur naturellement moindre que celle des chromosomes vus à la première mitose.

La troisième mitose. — Presque constamment, les chromosomes métaphasiques sont en contact, ce qui rend à peu près impossible leur comptage. Dans la Figure 16, Planche XXXI, où l'on ne voit que trois fuseaux sur quatre, le fuseau supérieur porte des chromosomes séparés et que l'on peut, par conséquent, compter; or, ceux-ci sont encore au nombre de quatre.

Pas plus dans cette figure que dans la précédente, nous n'observons de nucléole ni de démarcation nette entre le noyau et le cytoplasme environnant.

Les ascospores. — Les huit noyaux formés à la suite de la troisième cinèse, occupent une position latérale dans

l'asque (Fig. 17, Pl. XXXI). Ils sont distincts, quoique d'une extrême petitesse.

L'ascospore adulte étant tétracellulaire, chacun des noyaux précédents subit deux mitoses successives. Nous n'avons pu étudier, dans cette espèce, le mode de formation des ascospores. Nos préparations ne nous montrent, tout d'abord, que des embryons fusiformes (Fig. 19, Pl. XXXI) ne possédant encore qu'un noyau. Ces éléments embryonnaires mesurent $10-11\mu \times 1,2-2,2\mu$. Le cytoplasme y est très dense, quelquefois de structure réticulée, finement granuleux et très chromophile.

La première division des noyaux est indirecte, comme nous avons pu le constater malgré l'exiguïté des objets ; elle aboutit, par suite de la constitution d'une cloison transversale, à la formation d'une spore bicellulaire, souvent un peu incurvée, et entourée d'une membrane épaisse (Fig. 18, Pl. XXXI, à gauche).

Chaque noyau se divise encore une fois, sans doute par voie indirecte, pour donner finalement une ascospore tétracellulaire dont nous figurons quelques spécimens (F. 18, Pl. XXXI, à droite).

En résumé, nous trouvons chez *A. Aurelia* :

1^o Des hyphes ascogènes à articles binucléés avec boucles d'anastomose au niveau des cloisons transversales.

2^o Des asques terminaux formés aux dépens de la pénultième cellule des hyphes, et des asques latéraux formés aux dépens de l'article servant de pédoncule à l'asque terminal, ou d'articles plus inférieurs, exactement comme dans *Pyronema confluens* [33], *Helvella elastica* [118], etc.

3^o Un nombre de chromosomes constant et égal à quatre pour chacune des trois mitoses dans l'asque.

III. — *Lachnea stercorea* Pers.

Habitat. — Nous avons récolté cette Pézizinée au début d'avril 1932, à Saint-Seurin-de-Cadourne (Gironde). Elle végétait, au bord d'une clairière, sur de la fiente de vache en voie de dessiccation.

Les travaux antérieurs. — Miss FRASER [77] en 1907, puis, deux ans plus tard, le même auteur, en collaboration avec BROOKS [79], a fait une étude cytologique approfondie de cet Ascomycète. Nous allons rappeler succinctement les résultats auxquels ces savants sont arrivés.

L'archicarpe possède un trichogyne formé par quelques apocytes, relié, d'un côté, à un ascogone volumineux à structure cœnocytique, de l'autre, à une anthéridie ; mais il peut arriver que l'union avec ce dernier organe n'ait pas lieu. Le trichogyne étant plusieurs fois cloisonné transversalement, le passage du contenu anthéridien dans l'ascogone ne peut s'effectuer ; il n'y a donc pas fécondation à l'origine du périthèce. A celle-ci, s'est substituée une fusion, deux à deux, des noyaux contenus dans l'organe femelle ; autrement dit, l'ascogone est devenu le siège d'une parthénogamie. A cette première fusion, vient ultérieurement s'ajouter, ici comme partout, la caryogamie dangeardienne dans la cellule-mère de l'asque.

Par suite de ces deux fusions, le noyau secondaire de l'asque devient tétraploïde. Pour revenir à l'état haploïde, deux réductions chromatiques sont nécessaires. La première a lieu au cours de la première mitose dans l'asque, et la seconde, selon les auteurs précités, se produirait à la métaphase de la troisième division. Le processus de cette deuxième méiose serait extrêmement simple. Les quatre chromosomes observés aux deux précédentes cinèses, se rassembleraient à la plaque de la troisième cinèse mais n'y subiraient pas de division longitudinale : à l'anaphase, les

quatre éléments chromosomiques se sépareraient simplement en deux groupes de chacun deux chromosomes. Comme on le verra bientôt, nos observations ne nous permettent pas d'adopter cette manière de voir.

Appareil végétatif. — Il est formé par de gros hyphes, larges de trois à six μ , et constitués par des apocytés à protoplasme dense, chromophile, très riche en granulations de grosseur variée; le vacuome y est représenté par de très petites vacuoles sensiblement sphériques; les noyaux, assez régulièrement distribués, mesurent 1,2 à 1,4 μ de diamètre (Fig. 1 ci-après).

Dans la région qui se trouve immédiatement au-dessous de l'hyménium, on distingue, dans les espaces libres compris entre les hyphes ascogènes, de volumineux apocytes de formes quelconques (Fig. 2 ci-après) et desquels s'élèvent les paraphyses filiformes et septées. Les articles de ces dernières renferment quelques noyaux de grosseur un peu inégale et dispersés d'une manière quelconque; l'article terminal est claviforme et a 6 à 8 μ de largeur dans sa partie la plus renflée.

Les organes pseudo-sexuels. — Tandis que dans les deux espèces déjà étudiées, nous n'avons rencontré, dans le fond des cupules fructifères, aucune disposition morphologique rappelant des organes sexuels différenciés; chez *Lachnea stercorea*, nous voyons, au contraire, des archicarpes définis formés chacun d'un ascogone (Fig. 3 ci-après) et d'un trichogyne et, d'autre part, des anthéridies.

La description de ces organes ayant été faite avec beaucoup de soin par FRASER, nous ne nous y arrêterons pas; mais nous porterons notre attention sur la cytologie de l'ascogone.

Ce dernier est un énorme cœnocyte, grossièrement vésiculeux, dont les dimensions varient de 20 à 35 ou même 40 μ . Le nombre de ses noyaux, d'après les évaluations de

FRASER, peut être de plus de cinq cents, lorsque les hyphes ascogènes commencent à bourgeonner. Cet auteur note : « The early contact stages of fusion cannot be recognized

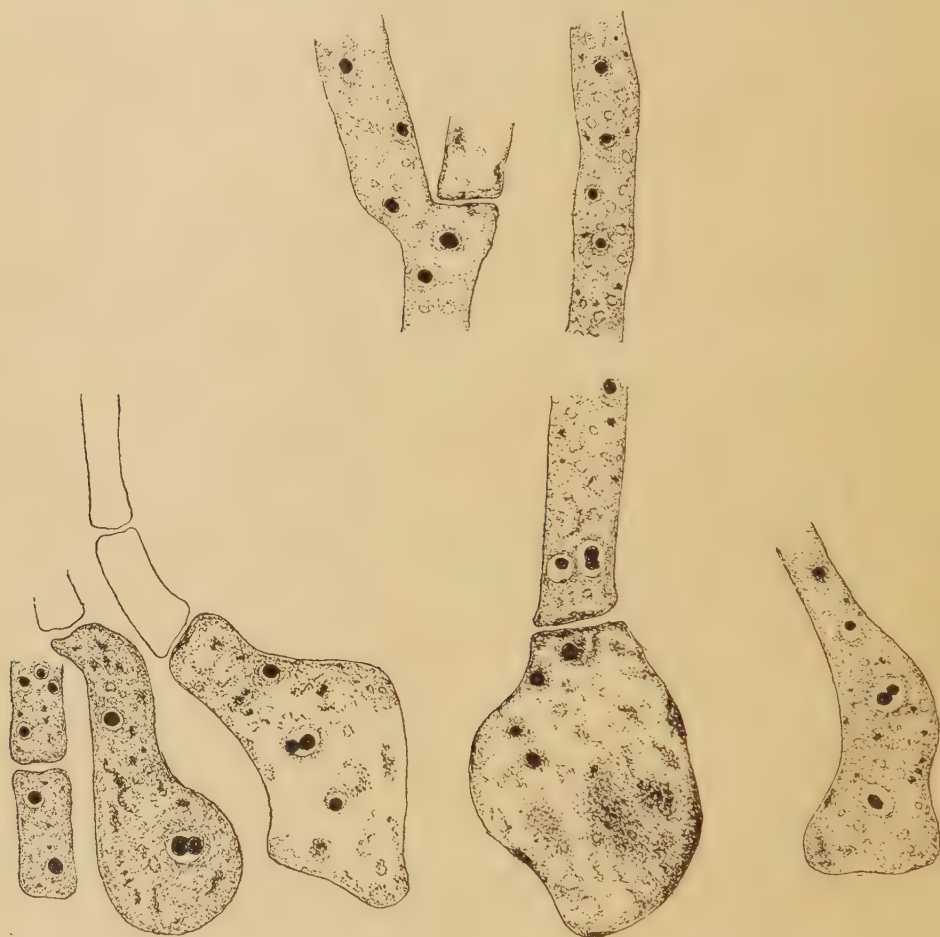


FIG. 1-2. — *Lachnea stercorea*. Apogocytes de l'appareil végétatif dont certains sont le siège de fusions nucléaires (G. 2.500)(Fixateur Bouin).

with certainty, but, apart from these, more than eighteen nuclear fusions were observed ». FRASER a donc pu compter un peu plus de dix-huit fusions dans des oogones renfermant un « number of nuclei... very considerable. »

Ces fusions seraient destinées à remplacer la vraie fécondation rendue impossible par suite de la disposition anatomique du trichogyne.

Or, il n'y a pas que dans l'ascogone que des fusions nucléaires ont lieu. Nous en trouvons, non moins fréquemment, dans les apocytes de l'appareil végétatif comme

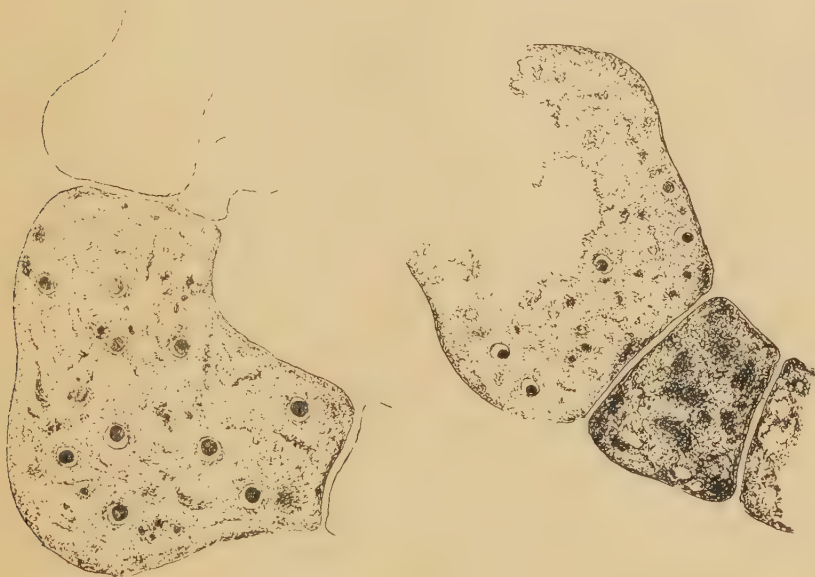


FIG. 3. — *Lachnea stercorea*. Deux aspects de l'ascogone ; les noyaux y sont nombreux et le cytoplasme présente des granules de grosseur variée, très chromophiles (G. 2.100) (Fixateur Bouin).

l'atteste notre figure 2 ; et si l'on tient compte du nombre des noyaux en présence, nous pouvons même remarquer que ces fusions y sont plus nombreuses que dans les ascogones.

Les fusions nucléaires qui s'effectuent dans ces derniers organes sont, pour nous, d'ordre végétatif comme les autres ; nous les considérons comme des phénomènes purement accidentels, sans autre importance que celle que l'on pourrait accorder, par exemple, aux fusions de noyaux pro-

voquées dans de jeunes racines par NEMEC [134] ou observées dans les columelles des Mucorinées par MOREAU [127].

L'hyphe ascogène. — Dans l'espèce dont nous nous occupons en ce moment, l'hyphe ascogène se présente comme une sorte de diverticule de l'ascogone, de forme mal définie, que l'on distingue aisément dans les coupes grâce à l'abondance de son contenu cytoplasmique, toujours très chromophile (Fig. 4). De ce diverticule trapu et flexueux, s'en détachent secondairement d'autres dans lesquels passent,

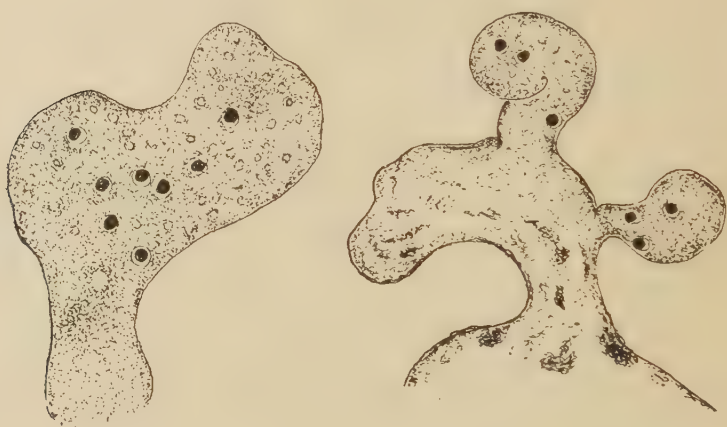


FIG. 4. — *Lachnea stercorea*. Deux stades dans le développement des hyphes ascogènes (G. 2.100) (Fixateur Bouin).

par l'intermédiaire du tronc principal, et en majeure partie, le cytoplasme et les noyaux de l'ascogone.

Selon le mode habituel, les extrémités de ces branches se recourbent en crosse (Fig. 4, à droite); en même temps, elles subissent une légère torsion autour de leur axe. Deux noyaux viennent se placer dans la courbure (Fig. 4, Pl. XXXIII), puis s'y divisent simultanément; deux cloisons nouvellement formées, isolent une cellule terminale à un noyau (Fig. 3, Pl. XXXII) et une cellule pénultième binucléée. Les deux noyaux de cette dernière s'unissent

bientôt (Fig. 1 et 2, Pl. XXXII) et l'on arrive ainsi à la cellule-mère de l'asque (Fig. 3 et 4, Pl. XXXII). Celle-ci, immédiatement après la caryogamie, est un gros élément ayant en moyenne $7-8 \mu \times 4,5-6 \mu$; le noyau de fusion, volumineux, $4-5 \mu$, ne renferme qu'un gros nucléole de $2,2-2,3 \mu$.

Nous ne constatons pas, chez *L. stercorea*, de fusion entre la cellule terminale du crochet et le pédoncule de l'asque.

Les mitoses dans l'asque. — Elles ne sont pas rares dans les coupes, la première surtout ; mais il n'est pas aussi facile que pour *G. succosa*, de retrouver la succession des stades caractéristiques de la prophase hétérotypique. La dualité de certains tronçons du réseau chromatique (Fig. 5, Pl. XXXII), au zygonema, n'apparaît pas clairement ; par contre, l'on voit mieux le stade de la diacinèse (Fig. 6, Pl. XXXII) au cours duquel, le réseau achromatique s'étant résorbé, il ne subsiste plus, dans la cavité nucléaire, que les éléments chromosomiques dont l'appariement manque, du reste, de précision. Souvent, les chromosomes se montrent effilés à leurs bouts ; on a l'impression qu'il reste un certain temps, à ces endroits, un peu de substratum non encore résorbé. Le nucléole est, de bonne heure, rejeté à la périphérie.

C'est vers ce moment qu'apparaît, soudain, dans la cavité nucléaire, au contact de la membrane ou à très faible distance de celle-ci, le centrosome. De ce dernier, part un faisceau grêlé de lignes fusoriales (Fig. 7, Pl. XXXII) divergentes, dont les extrémités libres viennent s'appuyer sur les chromosomes tout en les dépassant un peu. Le centrosome se dédouble, et il se constitue deux demi-fuseaux qui s'éloignent progressivement l'un de l'autre et vont se placer suivant un axe, dont la direction est à peu près quelconque par rapport au grand axe de l'asque.

À la métaphase, nous trouvons 4 chromosomes bivalents occupant la région moyenne du fuseau sans qu'il y ait, à

proprement parler, de plaque équatoriale (Fig. 8, 9, 10, Pl. XXXII).

Deux de nos figures (11 et 12, Pl. XXXII) représentent des télophases. Dans l'une, moins avancée que l'autre, on peut distinguer quatre masses chromatiques en voie de fusion.

Pendant toute la durée du phénomène mitotique, la membrane nucléaire persiste et le nucléole périphérique, qui a souvent l'aspect d'une lentille, ne semble éprouver aucune diminution de volume. Cette observation s'applique aussi bien à la première mitose qu'aux deux autres.

FRASER et BROOKS ont attiré l'attention sur le dimorphisme des chromosomes de *L. stercorea*. Dans notre matériel, nous constatons, en effet, que certains de ces derniers sont granuliformes et d'autres en bâtonnets. Des faits analogues ont été observés ailleurs.

La morphologie des chromosomes peut varier d'une mitose à l'autre dans une espèce donnée. Ainsi, dans *Humaria rutilans*, GUILLIERMOND [98] a observé des chromosomes granuliformes aux première et seconde divisions de réduction, tandis qu'ils étaient allongés à la troisième. Dans *Spinacia oleracea*, de LITARDIÈRE [117] a vu des divisions somatiques où les chromosomes étaient courts et d'autres où ils étaient longs. En présence de ces faits, nous préférons nous abstenir de tirer des conclusions basées sur la forme des chromosomes.

A la seconde mitose, nous retrouvons quatre chromosomes à la métaphase, comme l'indiquent les figures 14 et 15, Planche XXXII et 1 Planche XXXIII. Les axes des fuseaux ont des directions quelconques.

La troisième mitose s'observe plus rarement que les précédentes. Sur les fuseaux, toujours très grêles et à peu près transversaux, nous comptons encore quatre chromosomes à la métaphase (Fig. 16 et 17, Pl. XXXII).

Nous avons fait remarquer, plus haut, qu'au cours de cette troisième division, il se produirait, selon FRASER et

BROOKS, une réduction du nombre des chromosomes par un processus simplifié auquel a été donné le nom de brachyméiose. Nous ne partageons pas cette manière de voir à laquelle ont dû nécessairement adhérer ceux qui, à la suite de HARPER, ont admis l'existence de deux fusions nucléaires dans le cycle évolutif des Ascomycètes.

Dans *L. stercorea*, le nombre des chromosomes est de quatre à chaque cinèse dans l'asque. La première est hétérotypique, la seconde homotypique, la troisième typique et, à ce point de vue, cette espèce ne diffère pas des autres étudiées dans le présent travail.

La formation des ascospores. — Les différents aspects observés (Fig. 2 et 3, Pl. XXXIII), ne montrent pas avec une netteté satisfaisante, le rôle joué par les chromosomes et par les asters dans le processus aboutissant à l'organisation des spores.

Après la troisième cinèse, les noyaux sont tout d'abord disposés suivant deux lignes latérales. Ils gagnent ensuite, les uns après les autres, en commençant par les plus inférieurs, la région axiale de l'asque (Fig. 2 et 3, Pl. XXXIII). A quelque distance de chacun d'eux, le protoplasme subit un clivage qui se manifeste, en premier lieu, dans le bas de la thèque; de sorte que les spores les plus inférieures sont les premières individualisées. On ne peut donc pas dire qu'il y ait rigoureusement *syntomie*.

Ce clivage laisse en dehors de lui, au voisinage des parois de l'asque (voir Fig. 2 et 3, Pl. XXXIII), une quantité variable de substance protoplasmique qui ne participe pas directement à la formation des spores. C'est l'épiplasma. Quand les ascospores seront adultes, l'épiplasma aura été absorbé à peu près complètement par ces dernières; il n'en restera plus que des reliquats accolés, çà et là, à la membrane d'enveloppe de l'asque.

En suivant, avec attention, les lignes sinueuses suivant lesquelles le clivage a lieu, on remarque parfois des points

légèrement saillants, autour desquels existe une grande condensation de substance. Ces aspects correspondent à ceux, beaucoup plus précis, déjà vus dans *G. succosa* ; ils représentent certainement des vestiges de centrosomes et d'asters ayant participé, de la façon que l'on sait, à la genèse des spores.

Les thèques sont régulièrement octosporées. Les ascospores sont unisériées et disposées obliquement par rapport à la verticale. Elles sont ellipsoïdales, leur noyau est volumineux, central, avec un ou deux nucléoles.

Le cytome. — Nous rappellerons que ce constituant cellulaire a été observé, pour la première fois, dans des cellules animales, sous forme de filaments par FLEMMING et de granules par ALTMANN. La présence de ces corps avait servi à édifier deux théories sur la structure du protoplasma, qui portent les noms de ces auteurs.

Il fut reconnu, par la suite, que ces petits organites constituaient une formation permanente de la cellule ; qu'ils pouvaient se diviser et changer de forme, passant réciproquement de celle de grains à celle de filaments. Ces corps sont des complexes lipoprotéiques.

En 1904, MEVES [126] constatait, pour la première fois, la présence du cytome dans les cellules végétales, chez *Nymphæa alba*.

Le rôle physiologique du cytome a donné lieu à de nombreux travaux et suscité de vives controverses. En ce qui concerne les Champignons, GUILLIERMOND [95-96] avait pensé, tout d'abord, en 1913, qu'il présidait à l'élaboration de nombreux produits du métabolisme cellulaire, tels que : substance métachromatique, lipides, glycogène. DANGEARD [55-56] s'est toujours élevé avec force contre l'opinion qui accordait au cytome un rôle si considérable dans la vie de la cellule ; depuis, GUILLIERMOND [98] a reconnu que les trois substances précitées naissaient et évoluaient en toute indépendance vis-à-vis du cytome.

Par la méthode de Regaud, nous avons réussi à mettre nettement en évidence, cette formation chez *L. stercorea*. Elle y est abondante et s'y présente, surtout, sous forme de filaments courts dans les « crochets » (Fig. 4, Pl. XXXIII), dans les asques (Fig. 5, Pl. XXXIII) et dans les ascospores (Fig. 6, Pl. XXXIII).

Dans la figure 5, planche XXXIII, représentant un asque avec spores en voie d'individualisation, les cytosomes ont une tendance manifeste à se grouper autour des noyaux, dont ils suivent le contour. Dans les crosses ascogènes (Fig. 4, Pl. XXXIII), les éléments du cytome s'accumulent au-dessus des noyaux et modèlent leur direction selon la forme de l'organe; le même fait se produit dans les ascospores.

Les résidus, plus ou moins abondants, de cytoplasme restés en place dans les ascogones âgés, contiennent de nombreux cytosomes souvent réunis en paquets; leur forme n'est plus ici celle de filaments, mais de grains et de bâtonnets.

En somme, chez *L. stercorea*, le cytome présente exactement les caractères décrits par les auteurs. Rien, dans les aspects observés, n'a pu nous mettre sur la voie du rôle que ce constituant cellulaire, si développé, serait susceptible de jouer.

Des faits qui viennent d'être relatés, nous retiendrons :

1^o Que dans *L. stercorea*, existent des organes sexuels bien différenciés, mais déçus de leur fonction.

2^o Que les fusions nucléaires dont l'ascogone est le siège, sont de nature végétative comme celles, souvent plus nombreuses, que l'on observe dans les autres apocytes.

3^o Que la seule fusion en relation avec la sexualité, est celle qui a lieu à la base de l'asque.

IV. — *Pseudopeziza Medicaginis* Lib.

Habitat. — Cette espèce végète dans le parenchyme foliaire des Luzernes. Le limbe est quelquefois criblé de disques fructifères du parasite. Nos échantillons ont été récoltés au mois de septembre 1931, dans les environs de Bordeaux.

Le comportement du parasite envers son hôte. — Le tube germinatif, issu de la spore, peut pénétrer de deux façons



FIG. 5. — *Pseudopeziza Medicaginis*. Quelques cellules épithéliales et une cellule du tissu palissadique envahies par le parasite (G. 2.100).
Figure demi-schématique (Fixateur Duboscq-Brasil).

dans la feuille de Luzerne : ou il utilise ces solutions de continuité naturelles que constituent les ostioles des stomates, ceux-ci étant nombreux à la face supérieure du limbe ; ou bien, il traverse directement l'épiderme de l'hôte (Fig. 5). L'invasion s'étend graduellement à tout le parenchyme ; dans les coupes, certaines cellules du tissu palissadique surtout, se montrent littéralement bourrées de filaments mycéliens (Fig. 6, à gauche). Le protoplasme des éléments ainsi envahis est rapidement tué : il ne forme plus, dès lors, dans les espaces de la cavité cellulaire que n'oc-

cupe pas le parasite, que des amas coagulés, très fortement chromophiles, dans lesquels sont englobés les plastes chlorophylliens. La figure 8, ci-après, reproduit une coupe transversale de feuille de Luzerne saine, passant par un stomate.



FIG. 6. — *Pseudopeziza Medicaginis*. Coupe à travers une région très attaquée de la feuille-hôte. La cupule fructifère de la Pézize se trouve un peu à droite de la figure. Une cellule épidermique est en partie détachée des éléments palissadiques dont les membranes sont rompues (G. 2.100) (Fixateur Duboseq-Brasil).

La comparaison avec les figures 6 et 7 permet de se rendre compte de la gravité des lésions causées.

Aux endroits où s'édifieront les réceptacles fructifères du parasite, se constituent de petits coussinets stromatiques sous-épidermiques. Ces derniers, en s'accroissant, exercent, du côté extérieur, une poussée qui ne tarde pas à provoquer, d'abord, le décollement de la membrane infé-

rière de l'épiderme de la feuille, puis le soulèvement de celui-ci. La figure 6 montre une cellule épidermique en grande partie détachée des cellules palissadiques sous-jacentes. L'appareil ascophore, en voie de développement, de la

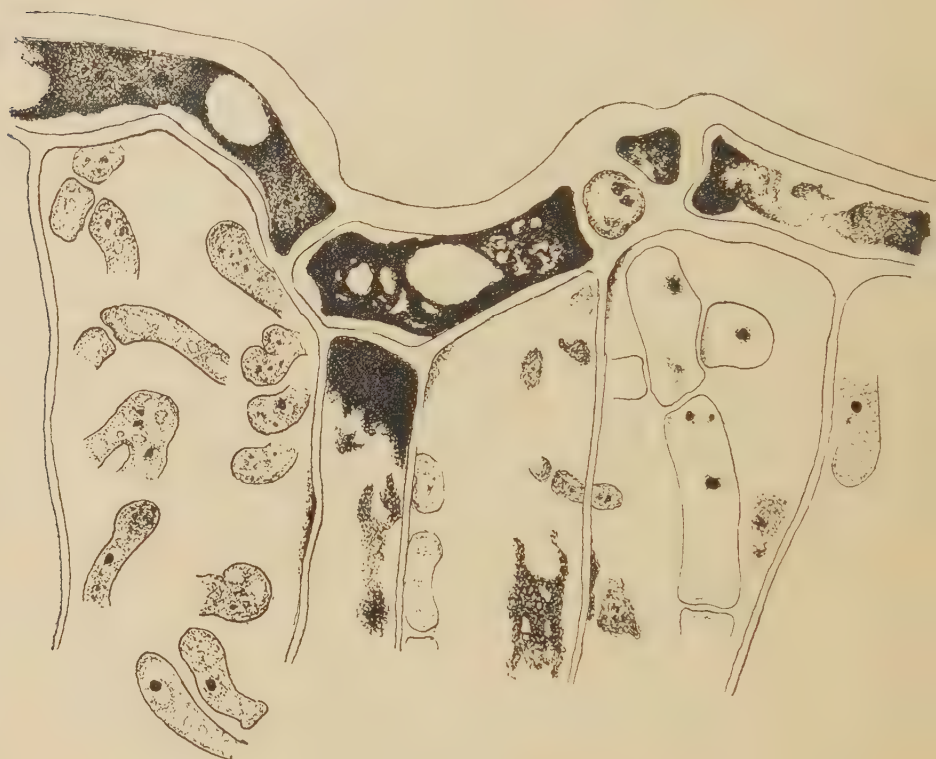


FIG. 7. — *Pseudopeziza Medicaginis*. Le protoplasme des cellules-hôtes ne forme plus qu'un coagulum sans structure, fortement noirci par l'hématoxyline (G. 2100) (Fixateur Duboscq-Brasil).

Pézize, se trouve un peu à droite de la région dessinée. Il survient aussi des ruptures de membranes cellulaires du tissu palissadique (Fig. 6). A ce stade, l'épiderme boursoufflé n'est pas encore rompu. Au-dessous, le stroma dont nous avons parlé est en voie de différenciation. De sa partie profonde, s'élève un faisceau de paraphyses, parmi lesquelles

on aperçoit, çà et là, quelques cellules-mères d'asques en voie d'allongement (Fig. 9). Un peu plus tard, l'épiderme

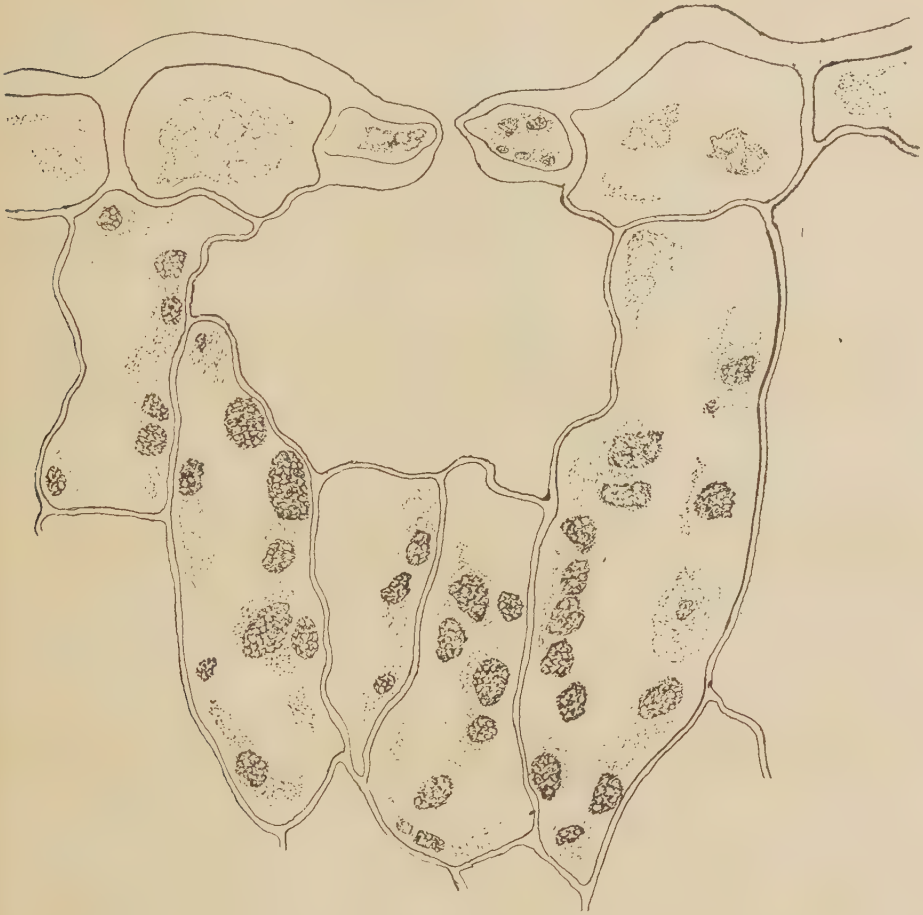


FIG. 8. — *Pseudopeziza Medicaginis*. Coupe, au niveau d'un stomate, dans une portion de la feuille hospitalière non encore attaquée par le champignon. Comparer avec les fig. 6 et 7. (G. 2.100) (Fixateur Duboscq-Brasil.)

se déchire, puis se soulève sur tout le pourtour de la cupule, désormais largement ouverte. Quand le processus est achevé, les réceptacles ascifères se présentent comme de

petites coupes saillantes, dont le fond est constitué par le stroma sous-épidermique dont il a été déjà question. Ce stroma se prolonge inférieurement jusque dans les cellules palissadiques dont il comble tout le fond (Fig. 9).



FIG. 9. — *Pseudopeziza Medicaginis*. Coupe à travers un très jeune conceptacle. Au-dessus de la partie stromatique comblant le fond des cellules palissadiques, se différencient les premiers asques et les premières paraphyses (G. 2.100) (Fixateur Duboscq-Brasil).

L'hyphe ascogène. — Etant donné le peu d'épaisseur du pseudoparenchyme sous-hyménial, l'hyphe ascogène, de peu d'étendue, n'est formé que de trois ou quatre articles ayant chacun 4-5 μ de longueur sur 2,2-2,4 μ de lar-

geur. Malgré leur petitesse, nous avons pu constater qu'ils sont binucléés (Fig. 7 et 8, Pl. XXXIII). Il est à peu près certain que des anses d'anastomose existent au niveau des cloisons transversales; la Figure 8, Planche XXXIII, semble le démontrer.

Sur l'origine du tronçon binucléé, nous ne pouvons apporter de précision. MAIRE [119] pensait que le premier dicaryon prenait naissance à partir d'une cellule végétative, dont le noyau subissait une division non suivie de cloisonnement; cela pour les Basidiomycètes. Depuis, les travaux de BLACKMAN [17] et de CHRISTMAN [31], ont montré que le dicaryophyte résultait de la migration du noyau, d'une cellule végétative dans une cellule contiguë qui devenait ainsi, le point de départ d'une lignée d'articles à dicaryons.

Nous n'avons pu tirer aucune conclusion des faits observés dans *P. Medicaginis*, et cependant, nous tenons à les relater, car ils pourraient être utiles aux chercheurs à venir. En examinant avec soin le pseudotissu sous-hyménial de très jeunes fructifications, notre attention s'est trouvée attirée, un très petit nombre de fois, par des cellules d'un volume dépassant la moyenne et très riches en protoplasme [Fig. 9 partie encadrée]; quelques-unes de ces cellules présentaient leur noyau en mitose. Ces éléments qui deviennent ainsi binucléés ne seraient-ils pas l'origine du dicaryophyte? Et comme, d'un autre côté, nous avons rencontré, une ou deux fois, des aspects, comme celui représenté Figure 10, Planche XXXIII, rappelant des cellules ascogènes en voie de bourgeonnement, semblables à celles que nous avons vues chez les Erysiphées, nous avons pensé qu'il ne serait pas impossible que cet état fût un stade ultérieur, par lequel pourraient bien passer les cellules à noyau en voie de division dont nous venons de parler.

En tout cas, nous n'avons jamais pu saisir le passage d'un noyau d'une cellule dans une autre, comme cela a été vu et figuré par CHRISTMAN dans les *Phragmidium*.

Il semblerait donc, d'après nos propres observations, que le dicaryophyte prît naissance de la façon que MAIRE a décrite.

Mais ces dernières sont trop peu nombreuses pour que nous puissions en faire état. Nous sommes d'autant plus réservé que M. et M^{me} MOREAU [130] ont observé, dans quelques cas, des anastomoses cellulaires à l'origine de la diplophase chez certains Ascolichens.

La cellule-mère de l'asque. — Par suite du double cloisonnement, le crochet se trouve divisé en trois cellules (Fig. 11, Pl. XXXIII) dont l'avant-dernière, binucléée, devient la cellule-mère de l'asque. Les nombreuses coupes examinées ne nous ont pas mis en présence d'une fusion de la cellule terminale du crochet avec la cellule antépénultième.

Une fois la fusion opérée (Fig. 12, Pl. XXXIII), l'asque croît rapidement et devient une grande cellule claviforme à protoplasme dense et granuleux. Le noyau de fusion vient s'y placer dans la région moyenne. Même quand l'asque, est adulte, on peut souvent distinguer à sa base les deux plans, formant entre eux un angle obtus, suivant lesquels passent les cloisons qui séparaient la cellule-mère de l'asque, d'une part, de la cellule terminale du crochet, d'autre part, de la cellule-pied de l'asque (Fig. 13, Pl. XXXIII).

Les paraphyses (Fig. 10) filiformes, sont constituées par de longues cellules uninucléées. La cellule ultime est légèrement renflée en massue. L'élément basilaire est plus massif. Les paraphyses sont parfois bifurquées. Les noyaux, quoique très petits, sont parfaitement nets.

Les cinèses dans l'asque. — Il y a une très grande difficulté pour les mettre en évidence, à cause de la chromophilie du cytoplasme qui est presque aussi grande que celle du matériel nucléaire. La marche de la régression par l'alun de fer, va de pair pour les objets situés dans le noyau et

pour tout ce qui est en dehors de lui, de sorte que l'on n'arrive que dans de rares cas, à une différenciation satisfaisante.

Néanmoins, nous avons réussi, grâce à beaucoup de patience, à observer les trois mitoses.

Pour la première, nous n'avons pu suivre les stades de la prophase hétérotypique si remarquablement nets dans d'autres espèces, comme *G. succosa* et la plupart des Erysi-

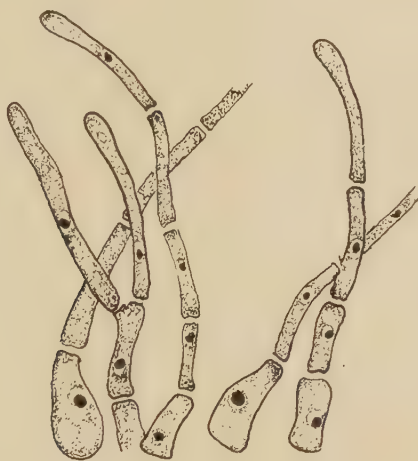


FIG. 10. — *Pseudopeziza Medicaginis*. Structure des paraphyses (G. 2.100) (Fixateur Duboscq-Brasil).

phées. A la métaphase, nous avons trouvé des chromosomes volumineux et plus ou moins coalescents, ce qui rend difficile leur comptage (Fig. 14, Pl. XXXIII). Quoi qu'il en soit, leur nombre n'est pas supérieur à quatre ou cinq. Les fuseaux ont une direction plus ou moins oblique. La membrane nucléaire n'est plus distincte à ce stade, et l'on ne parvient pas à voir nettement les limites du nucléoplasma. Néanmoins, il est à peu près certain que tout le système cinétique se trouve inclus dans le noyau.

La seconde mitose est encore caractérisée par la présence de quatre ou cinq chromosomes à la plaque. Les

fuseaux ont une direction parallèle à l'axe de l'asque. Le nucléole reste net et ne subit aucun changement. Il n'y a pas de délimitation précise entre nucléo. et cytoplasma (Fig. 15, Pl. XXXIII).

A la troisième cinèse, nous trouvons le même nombre de chromosomes qu'aux cinèses précédentes (Fig. 16, et 17 Pl. XXXIII). Les fuseaux s'orientent à peu près transversalement.

Le doute qui plane sur le nombre des chromosomes observés dans les divisions réductrices, se trouve levé grâce à la rencontre faite, dans le pseudotissu sous-hyménial, d'une division somatique où l'on voit un stade de plaque équatoriale à quatre chromosomes extrêmement nets (Fig. 19, Pl. XXXIII).

La formation des ascospores. — Le cytoplasme de l'asque se partage suivant des lignes sinueuses passant à quelque distance des noyaux, lesquels sont disposés sur deux rangs latéraux (Fig. 18, Pl. XXXIII). Il subsiste au sommet de la thèque et à sa base, une quantité assez considérable d'épiplasme. On ne voit pas clairement le rôle que jouent les centrosomes et les asters dans cette syntomie du protoplasme aboutissant à la différenciation progressive des spores.

Les ascospores. — Elles conservent pendant quelque temps une position latérale, puis elles gagnent finalement la région axiale de l'asque, où elles forment une série linéaire.

Elles sont plus ovoïdes qu'ellipsoïdales, l'une des extrémités étant légèrement acuminée ; leurs dimensions moyennes sont : $6,5-7,5 \mu \times 3,2-3,5 \mu$. La membrane est épaisse et le noyau occupe la région centrale ; on y voit un nucléole punctiforme. De part et d'autre du noyau, se trouve une gouttelette dont nous n'avons pas étudié la nature (Fig. 1, Pl. XXXIV).

De ce qui précède, il faut surtout retenir :

1^o La structure binucléée des hyphes ascogènes sans que nous puissions dire comment cette structure prend naissance.

2^o La formation de l'asque selon le mode du crochet.

3^o La constance du nombre (quatre) des chromosomes aux cours des mitoses dans l'asque.

V. — *Pyronema confluens* (Pers.) Tul.

Habitat. — Le matériel qui a servi de point de départ à nos cultures, a été récolté en novembre 1932, dans la forêt de Carnelles, aux environs de Paris, par M. GAVAUDAN, travailleur au laboratoire de Botanique de la Sorbonne, qui a eu l'amabilité de nous l'offrir. Il était assez abondamment répandu sur des fragments de charbon de bois marquant l'emplacement d'une ancienne charbonnière.

Cultures. — Ce Champignon pousse avec la plus grande facilité sur milieux variés. Ceux que nous avons utilisés, au début, étaient ainsi composés pour 100 parties d'eau :

	Gr.
A. Maltose	0,5
Charbon de bois pulvérisé.	2
Gélose	2,5
B. Maltose	1
Gélose	2,5
C. Maltose	1
Carbonate neutre de potassium	1
Peptone	0,5
Gélose	2,5
D. Maltose	1
Peptone	0,5
Gélose	2,5

Or, l'expérience nous a appris que, de ces quatre milieux, la préférence doit être accordée au milieu B. En effet, le

charbon pulvérisé est un obstacle à une bonne inclusion des matériaux et, de plus, la lame du rasoir du microtome est rapidement ébréchée ; par ailleurs, nous n'avons pas constaté que cet élément donnât plus de vigueur à la culture.

L'addition d'une matière azotée, comme la peptone, est à déconseiller ; elle favorise, en effet, quelles que soient les précautions prises pour s'en défendre, le développement d'une foule de microorganismes, de Mucorinées surtout, qui gênent la croissance du *Pyronema*, surtout quand on opère dans les boîtes de Pétri si sujettes à contamination.

Avec le milieu B, ces inconvénients sont écartés ; on peut conserver les cultures pendant des semaines sans qu'il s'y développe des impuretés ; ces dernières ne se montrent qu'à la fin, quand le *Pyronème* dégénère par suite de l'épuisement du milieu.

P. confluens est très photophile. Si l'on place des milieux fraîchementensemencés dans des endroits complètement obscurs, les cultures se présentent en petits amas mycéliens buissonnants, dans lesquels l'on ne trouve pas d'appareils ascospores ; de plus, le pigment qui donne au Champignon sa couleur orangé vif, pigment fixé sur les corps lipoidiques, ne se développe pas.

Dans les endroits où la lumière n'accède qu'indirectement et difficilement, le plus grand nombre des disques demeure stérile ; on n'y observe que des faisceaux de paraphyses monstrueuses terminées en pointe au lieu d'être arrondies. Quand les cultures sont exposées à l'action directe de la lumière solaire, les filaments issus du matérielensemencé, au lieu de se dresser et de prendre immédiatement une allure buissonnante, s'étendent dans le sens radial, sur toute la surface du milieu et gagnent très vite la paroi latérale des boîtes de Pétri, au contact de laquelle se développent les cupules hyménophores.

La température a aussi une influence des plus marquées. A 12-14 degrés centigrades, les rosettes, constituées par les

archicarpes et les anthéridies, apparaissent le quatrième jour ; le lendemain, la plupart sont environnées d'hyphes, et le septième jour, on a des faisceaux d'asques avec leurs spores complètement formées.

Quand la température s'élève à 18-20 degrés, toujours dans les mêmes conditions d'éclairement naturel, les divers stades de croissance que nous venons d'indiquer, se montrent vingt-quatre à trente heures plus tôt.

La privation de lumière ne semble pas, cependant, altérer la vitalité des spores et des diverses parties de l'appareil végétatif. Des échantillons apportés au laboratoire en novembre 1932, furent conservés dans une boîte au fond d'un tiroir, donc à l'abri de la lumière. Ces échantillons perdirent à peu près complètement leur pigment, mais ensemencés treize mois plus tard sur milieu B, ils donnèrent de vigoureuses cultures avec, cependant, un retard de quatre à cinq jours dans le développement.

Bref historique. — Nous pouvons dire, sans exagération, que *P. confluens* est une espèce célèbre; car elle est une de celles sur qui s'est le plus exercée la patience des chercheurs, depuis qu'ont été instaurées les méthodes d'observation cytologique. Néanmoins, l'accord n'est pas réalisé sur l'un des faits les plus essentiels de la vie de cet organisme : la fécondation.

Nous sommes toujours en présence de trois opinions ; celle de DANGEARD, celle de HARPER et celle de CLAUSSEN. Les deux premières sont absolument inconciliables, et la troisième est, si l'on peut ainsi s'exprimer, une sorte de compromis entre les deux précédentes. Il est inutile de revenir ici sur ces opinions, que nous avons suffisamment exposées dans l'historique de ce travail, et elles sont, du reste, bien connues de tous ceux qui s'intéressent à la Mycologie.

D'autre part, les cytologistes qui ont étudié les mitoses réductrices chez cet Ascomycète sont arrivés à des dénom-

brements de chromosomes qui déconcertent par leur diversité.

En face de ces divergences, nous avons cherché à nous rendre compte par nous-même des faits sujets à contestation pour pouvoir, ensuite, émettre sur eux une opinion personnelle.

Les organes pseudosexuels. — Les frères TULASNE [155], KIHLMANN [111], HARPER [107], DANGEARD [52], CLAUSSEN [33], et, tout récemment, GWYNNE-VAUGHAN et WILLIAMSON [101] et M. et Mme MOREAU [131] ont donné de la morphologie externe de ces organes, des descriptions précises auxquelles il n'y a rien à ajouter. Nous nous sommes donc surtout attaché à l'observation des dispositions anatomiques qui pourraient rendre l'acte sexuel possible ou, au contraire, s'opposer à son accomplissement.

L'étude organographique nous met en présence d'un oogone volumineux, plus ou moins sphérique, assis sur quelques cellules ; celui que nous avons représenté Figure 4, Planche XXXIV, mesure 35 μ de hauteur sur 30 de largeur. De la partie supérieure, se détache un tube qui commence par être un diverticule digitiforme de l'ascogone. Mais un peu plus tard, une cloison se forme à la partie inférieure de ce tube, lequel se trouve, dès lors, séparé de l'ascogone. Ce diaphragme ne fait jamais défaut.

DANGEARD fait justement remarquer, et notre Figure 4, Planche XXXIV, le confirme, que la cloison en question est déjà entièrement constituée, quand l'extrémité distale du tube arrive au contact du sac anthéridien. Cette cloison, une fois formée, ne se résorbe à aucun moment, ni complètement ni partiellement. Elle présente souvent, comme le note encore DANGEARD, une perforation bien visible en son centre (Fig. 2 et 3, Pl. XXXIV), mais que nous voyons obturée par un bouchon chromatique, en forme de verre de montre, sur les deux faces de la membrane. Les auteurs qui ont observé *P. confluens*, ont noté soigneusement ce détail.

Quand l'extrémité du tube, autrement dit, du trichogyne, vient au contact de la surface de l'anthéridie, il se produit à cet endroit une résorption des membranes, de sorte qu'une communication s'établit entre les deux organes : trichogyne et anthéridie. Puis, le contenu de ces derniers subit, de bonne heure, une dégénérescence dont le processus a été décrit avec beaucoup de soin par DANGEARD. Tous ces faits peuvent être facilement observés dans les coupes.

HARPER dit que le contenu de l'anthéridie passe dans

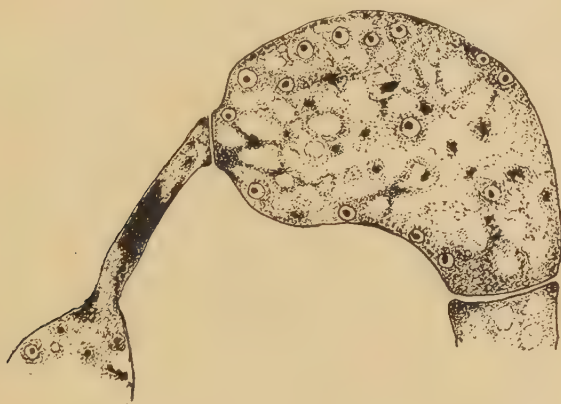


FIG. 11. — *Pyronema confluens*. Ascogone et anthéridie (dont on ne voit qu'une faible portion) reliés par le trichogyne (G. 1.500) (Fixateur Bouin).

l'oogone en suivant, évidemment, le trichogyne intermédiaire. Or, deux obstacles, dont l'un insurmontable, s'y opposent. Comment, en effet, la migration des noyaux anthéridiens pourrait-elle s'effectuer au travers du cytoplasme du tube, la plupart du temps déjà coagulé par places (Fig. 11) par suite de dégénérescence ? Et, en admettant que le passage des noyaux venus de l'anthéridie, pût s'effectuer jusque dans la région inférieure du tube, le diaphragme qui obture transversalement ce dernier, les empêcherait d'aller au-delà.

HARPER explique — et il ne peut faire autrement — le

passage des noyaux dans l'ascogone grâce à une perforation momentanée de la cloison. Or, les nombreux archicarpes que nous avons passés en revue, ne nous ont jamais montré un tel fait. La cloison demeure intacte jusqu'à des stades très avancés, et alors que les fusions nucléaires eussent dû être réalisées depuis longtemps dans l'oogone.

Nos propres observations nous imposent donc de rejeter les conclusions de HARPER et de CLAUSSEN, et de faire nôtres les conclusions de DANGEARD qui nie l'existence d'une telle communication et, conséquemment, les fusions de noyaux ou leur appariement dans l'ascogone.

Les noyaux de l'ascogone sont, tout d'abord, répartis d'une manière à peu près uniforme dans les jeunes conceptacles ; un peu plus tard, ils gagnent la périphérie, lorsque les hyphes ascogènes commencent à bourgeonner (Fig. 12). Rien ne témoigne, non plus, dans le comportement de ces noyaux entre eux, d'un phénomène autogamique possible à l'intérieur de l'oogone. Nous ne les voyons, en effet, manifester aucune tendance à l'accouplement. Les fusions nucléaires qu'on peut y observer, n'y sont que des accidents et n'ont pas plus d'importance que celles que l'on peut rencontrer ailleurs ; elles sont le fait des structures cœnocytiques ou apocytiques. Nous l'avons déjà constaté pour *L. stercorea*.

Les hyphes ascogènes. — Ils résultent d'un bourgeonnement de l'ascogone. Ce sont des tubes plus ou moins flexueux, dont le col est resserré (Fig. 5, Pl. XXXIV). Au début, la forme en est irrégulière ; de plus, ils peuvent se ramifier.

Dans ces hyphes pénètrent, en grande partie, le protoplasme et les noyaux de l'oogone. Tout d'abord, ces derniers s'y distribuent sans ordre, comme le montrent les Figures 12 du texte et 5, Planche XXXIV. Nous y avons cherché en vain, à ce stade, ces appariements si réguliers de noyaux de sexes opposés, qu'a décrits et figurés CLAUSSEN et que se plaisent à reproduire les traités.

Les hyphes ascogènes s'élèvent parmi les filaments dits « recouvrants » et s'y ramifient. Les extrémités des branches sont tubuliformes et d'un calibre tel, que les noyaux viennent s'y placer en file (Fig. 6, 7, 8, Pl. XXXIV). M. et



FIG. 12. — *Pyronema confluens*. Un ascogone bourgeonnant un premier hyphe ascogène. Les noyaux ne sont nullement appariés. (G. 2.100) (Fixateur Bouin).

M^{me} MOREAU [131] notent, à ce stade, ce que nous confirmons, une tendance des noyaux à l'appariement. Ces auteurs ajoutent : « ...mais nous ignorons si les paires de noyaux qu'on trouve dans de tels hyphes, proviennent du rapprochement de noyaux jusque-là éloignés, ou de la division de noyaux dans un hyphe en état de développement actif ». C'est un point que nous ne pouvons pas éclaircir, non plus.

Quoi qu'il en soit, l'on assiste ici, au recourbement en crosse, bien connu, de la partie ultime de l'hyphe (Fig. 6, 7, 8, Pl. XXXIV) ; les deux noyaux placés dans la courbure donnent, par division conjugée, quatre noyaux (Fig. 7, Pl. XXXIV), et le processus se poursuit, comme nous avons eu déjà l'occasion de le décrire. Mais, ici encore, comme dans *A. Aurelia* étudié plus haut, la cellule terminale s'anastomose fréquemment avec l'antépénultième qui

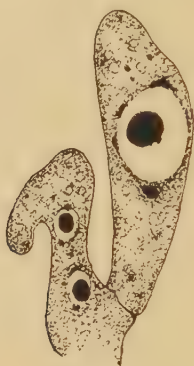


FIG. 13. — *Pyronema confluens*.
Asque terminal et rameau latéral formé aux dépens de l'article sous-jacent (G. 2.500) (Fixateur Bouin).

devient, dès lors, un article binucléé (Fig. 12 et 13, Pl. XXXIV).

Mais, comme l'a montré CLAUSSEN [33], les phénomènes n'en restent pas là. Ce dernier article peut, en effet, émettre un bourgeon latéral (Fig. 14 et 15, Pl. XXXIV) qui, après s'être légèrement écarté du rameau générateur, se dresse verticalement et vient se placer près de l'asque primaire qui termine l'hyphe. Les deux noyaux, et, avec eux, la plus grande partie du cytoplasme de la cellule-pied, s'engagent dans cette branche, laquelle se recourbe à son tour en crochet (Fig. 13). Nos observations s'arrêtent là. Mais il est certain que le processus se poursuit comme l'a expliqué

CLAUSSEN et comme nous l'avons, nous-même, constaté dans *A. Aurelia* déjà vu.

Des rameaux latéraux, donnant naissance à des asques secondaires, peuvent ainsi s'échelonner de part et d'autre de l'hyphe ascogène; d'où multiplication des asques dans les appareils fructifères.

Nous signalons, en terminant cette étude de l'hyphe ascogène, une anomalie présentée par la cellule du bout du crochet (Fig. 11, Pl. XXXIV), qui possède deux noyaux au lieu d'un seul.

Les cinèses dans l'asque. — La plus grande incertitude règne quant au nombre haploïde des chromosomes. Ce dernier est, en effet, de quatre pour DANGEARD [52], de dix pour HARPER [107], de douze pour CLAUSSEN [33] et pour M. et M^{me} MOREAU [132], de six pour Mrs. Gwynne VAUGHAN et WILLIAMSON [101].

Nous remarquerons, tout d'abord, que la caryogamie dangeardienne a lieu de bonne heure, alors que la cellule-mère commence à peine à s'allonger (Fig. 9, 14, 15, Pl. XXXIV). Souvent, les deux nucléoles demeurent quelque temps indépendants (Fig. 9, Pl. XXXIV). Peu après la fusion de ces derniers, le matériel chromatique prend une disposition en filaments avec parallélisme de certains segments, ce qui caractérise le zygonema (Fig. 22, Pl. XXXIV). Nous avons eu aussi l'occasion d'observer des synzesis nets.

C'est à la diacinèse, quand les éléments chromosomiques sont bien individualisés et dégagés du substratum achromatique, qu'apparaît le centrosome (Fig. 16, Pl. XXXIV), en un point du noyau qui peut se trouver ou non au contact de la membrane nucléaire. Du centrosome, part un bouquet de lignes fusoriales qui viennent se mettre en rapport avec les chromosomes plus ou moins rapprochés et parfois fusionnés (Fig. 17, Pl. XXXIV). Il est très difficile, sinon impossible, de compter ces corps à ce stade et,

tandis que nous étions sûr de la constance de leur nombre, à ce moment, dans *G. succosa*, nous sommes loin d'avoir la même certitude pour *P. confluens*.

Avec le dédoublement du centrosome, apparaissent deux demi-fuseaux (Fig. 17, Pl. XXXIV). A la suite d'un éloignement progressif, les centrosomes arrivent à se placer aux extrémités d'un même axe et c'est ainsi que le fuseau se constitue (Fig. 6 et 7, Pl. XXXV).

Or, il est bien certain que les éléments chromatiques que l'on voit répartis sur ce dernier, à ce stade, se présentent en nombre *irrégulier*. Nous en comptons dix, douze, quatorze ; parfois ce nombre semble dépassé.

Un autre fait doit être noté. Dans le transport du matériel chromatique, deux cas peuvent se présenter. Dans l'un, ce matériel, en totalité, s'attache au fuseau ; dans l'autre, une faible partie ne suit pas le mouvement, car il nous arrive d'observer, parfois, un ou deux ou même trois petits corps chromatiques isolés dans la caryolympe (Fig. 19 et 21, Pl. XXXIV), sans relation avec le fuseau ou le nucléole.

A la métaphase de cette mitose hétérotypique, les éléments, précédemment disséminés sur le fuseau, se rassemblent dans la région moyenne de ce dernier et y forment une plaque de direction horizontale ou parfois très oblique (Fig. 18, 19, 20, Pl. XXXIV). Or, ces éléments dont le nombre, à la prophase, n'était *pas* constant, se condensent, à l'équateur du fuseau, en un nombre de chromosomes bivalents (gemini) qui, lui, *est* constant et égal à quatre, ou peut-être cinq dans des cas douteux (Fig. 18, 19, 20, 21, Pl. XXXIV).

Au stade précis de la métaphase, on rencontre parfois (Fig. 18, 19 et 21, Pl. XXXIV) sur les lignes fusoriales, de petits corps chromatiques au nombre d'un, deux, trois ou même quatre, granuleux ou un peu allongés, paraissant plus intimement accolés à ces lignes que ne le sont les chromosomes authentiques. Ils occupent souvent sur le

fuseau, des points très éloignés de la plaque, de sorte qu'on ne saurait les regarder comme des chromosomes déjà détachés de cette dernière et en marche vers les pôles. Du reste, ces corps n'ont pas la même chromaticité que celle des chromosomes véritables et sont, presque toujours, de dimensions moindres; nous ne pouvons, par conséquent, les identifier avec ces derniers. En présence de ces faits, nous pensons que les nombres élevés de chromosomes cités par les auteurs, viennent de ce qu'ils n'ont pas fait cette distinction opportune. En cherchant bien, d'ailleurs, on arrive à rencontrer des objets qui ne peuvent donner lieu à aucune confusion. C'est le cas de la Figure 20, Planche XXXIV, où le fuseau ne porte que les chromosomes.

À l'anaphase, les gèmini se séparent (Fig. 21, Pl. XXXIV); un groupe de quatre chromosomes se dirige vers un pôle, l'autre groupe de quatre chromosomes va au pôle opposé.

À la télophase (Fig. 1, Pl. XXXV), deux masses occupent les pôles du noyau et sont intimement appliquées contre la membrane nucléaire. La direction du fuseau est quelconque comme le montrent les figures inférieures de la Planche XXXIV.

La seconde cinèse se rencontre moins fréquemment que la première. La plaque ne se forme pas avec une netteté aussi grande qu'à la mitose hétérotypique. Néanmoins, on y compte encore quatre, peut-être cinq, chromosomes (Fig. 2 et 3, Pl. XXXV). En général, la direction des fuseaux se rapproche de la verticale, mais elle peut être quelquefois transversale.

La troisième cinèse est encore caractérisée par la présence de quatre chromosomes (Fig. 4 et 5, Pl. XXXV). La première de ces figures est, à cet égard, très démonstrative. Les deux noyaux supérieurs présentent des débuts d'anaphase; on voit nettement, de part et d'autre du plan équatorial du fuseau, quatre chromosomes-fils en marche vers les pôles. Les fuseaux sont dirigés plus ou moins transversalement.

Pendant toute la durée des trois divisions, jusqu'à la fin de la télophase, la membrane nucléaire persiste et le nucléole n'éprouve aucune modification de forme ou de volume. Il passe ensuite dans le cytoplasme de l'asque où il disparaît très tardivement. On peut, en effet, retrouver des nucléoles ainsi abandonnés alors que les ascospores sont en voie d'individualisation.

Nous résumons, comme suit, les observations précédentes :

1^o La constance du nombre des chromosomes aux trois mitoses atteste une seule caryogamie dans le cycle évolutif de *P. confluens*.

2^o Le sporophyte, tronçon à $2n$ chromosomes, est très court ; il s'étend du noyau double de la base de l'asque à la spore. Le gamétophyte, tronçon à n chromosomes, va de celle-ci à celui-là.

3^o Si, comme nous le pensons, les corpuscules chromatiques trouvés, en nombre variable, sur le fuseau aux stades qui précèdent ou accompagnent la métaphase, ne correspondent pas tous aux véritables chromosomes dont le nombre et la qualité ne peuvent être exactement interprétés qu'à la plaque, le problème de la méiose, chez les Ascomycètes, se trouve uniquement et directement lié à la seule fusion, non contestée, dont la cellule-mère de l'asque est le siège.

Le cytome. — Nous avons cherché à le mettre en évidence dans du matériel frais, à l'aide de solutions très diluées de vert janus, mais les résultats obtenus ont été décevants. La méthode de Regaud et une autre ne différant de celle-ci que par l'emploi du fixateur Flemming sans acide acétique, nous ont donné, la première surtout, plus de satisfaction.

Dans les hyphes végétatifs jeunes (Fig. 14 a), le cytome est à l'état de mitosomes mais beaucoup plus grêles que ceux déjà observés dans *L. stercorea*. Les hyphes âgés, très fortement vacuolisés, montrent des cytosomes moins

allongés, disposés côte à côte dans les tractus protoplasmiques intervacuolaires (Fig. 14 b).

C'est encore sous la forme de filaments presque constamment simples, que le cytome se présente dans les hyphes ascogènes. La grande condensation du protoplasme dans



FIG. 14. — *Pyronema confluens*. Le cytome:

- a) Dans les articles mycéliens jeunes ;
- b) Dans les articles mycéliens âgés ;
- c) Dans l'ascogone et dans un hyphe ascogène (en haut) ;
- d) Dans les ascospores et dans l'épipleme (G. 2,100)
(Méthode de Regaud).

ces organes, donne l'impression qu'ils y sont plus nombreux (Fig. 14 c en haut).

Le cytome est moins abondant dans les oogones ; il y prend l'aspect de très petits grains assez régulièrement répartis entre les noyaux. Très rarement, nous en avons trouvé en voie de division (Fig. 14 c).

Dans les asques, les cytosomes, au moment de la formation des ascospores, s'accumulent autour des noyaux ;

ils sont donc rares dans l'épiplasme (Fig. 14 d) où ils se présentent sous forme de filaments peu allongés, dans les trabécules protoplasmiques du sommet de l'asque, et de grains dans les petits amas d'épiplasme adhérents aux parois latérales ; les cytosomes sont donc très plastiques. Les sphérosomes dominent dans les spores.

L'intérêt de cette étude a été de nous montrer comment cette formation se transmet d'une génération à la suivante par l'intermédiaire des ascospores ; mais son rôle, si tant est qu'elle en ait un, reste mystérieux.

Le glycogène. — Ce polysaccharide, à grosse molécule, existe très abondamment chez les Ascomycètes.

En 1851, les Tulasne [153] avaient, les premiers, observé que le contenu des asques de certains Champignons hypogés du genre *Tuber*, se colore en brun-rouge sous l'action de l'iode ; mais ces mycologues n'avaient pu préciser la nature chimique de la substance que venait de leur révéler ce réactif.

DE BARY [9], faisant les mêmes constatations, avait, en outre, avancé que le corps qui se colorait en brun-violet par l'iode, se rattachait, peut-être, au groupe des hydrates de carbone.

Ce n'est qu'en 1882, que ERRERA [66] parvenait à extraire de l'épiplasme de *P. vesiculosa*, un corps colorable par l'eau iodo-iodurée et qu'il identifiait avec le glycogène du foie. L'auteur retrouvait ensuite ce corps chez de nombreux Champignons.

Dans *P. confluens*, les organes les plus riches en glycogène sont l'ascogone et l'asque. Dans ce dernier, les choses se passent comme les frères TULASNE l'avaient indiqué dès 1851 ; c'est-à-dire que le glycogène, très abondant dans l'épiplasme, passe progressivement dans les spores à mesure que celles-ci se développent.

Rien n'est plus facile que de se rendre compte de la façon dont le glycogène apparaît. Dans les extrémités des très jeunes filaments qui rayonnent sur les milieux de cul-

ture à partir des points d'ensemencement, le réactif iodé révèle l'existence de plages colorées en brun-acajou, dont certaines se réduisent à un point, et presque toujours situées au voisinage ou même au contact des vacuoles (Fig. 15). C'est à ces endroits que commence à se déposer le glycogène. A ce stade précoce, on n'observe pas encore de granulations lipidiques.

Dans des filaments plus âgés, d'un diamètre à peu près double de celui des précédents, la répartition du glycogène est très inégale. Dans certains articles, ce corps imprègne unifor-



FIG. 15. — *Pyronema confluens*. Dépôts initiaux de glycogène dans un très jeune filament mycélien (Coloration au liquide de Lugol). (G. 2.500).

mément le protoplasme; dans d'autres, le glycogène n'existe que dans les régions extrêmes, près des cloisons transverses. Enfin, dans un filament donné, certains articles sont très riches en glycogène et d'autres n'en montrent que par places.

Dans certains cas, le glycogène peut pénétrer dans les vacuoles, comme l'atteste la teinte brun-acajou faible prise parfois par celles-ci. Cependant, nous n'avons jamais eu l'occasion de l'y rencontrer à l'état figuré, sous forme de petits amas précipités.

L'ergastome.—Tel qu'il a été défini par DANGEARD [56], ce constituant cellulaire existe en très grande quantité dans *P. confluens*, aussi bien dans l'appareil végétatif que dans l'appareil reproducteur.

Il est constitué par des sphérules dont le nombre et le volume croissent avec l'âge des filaments. Quand ceux-ci

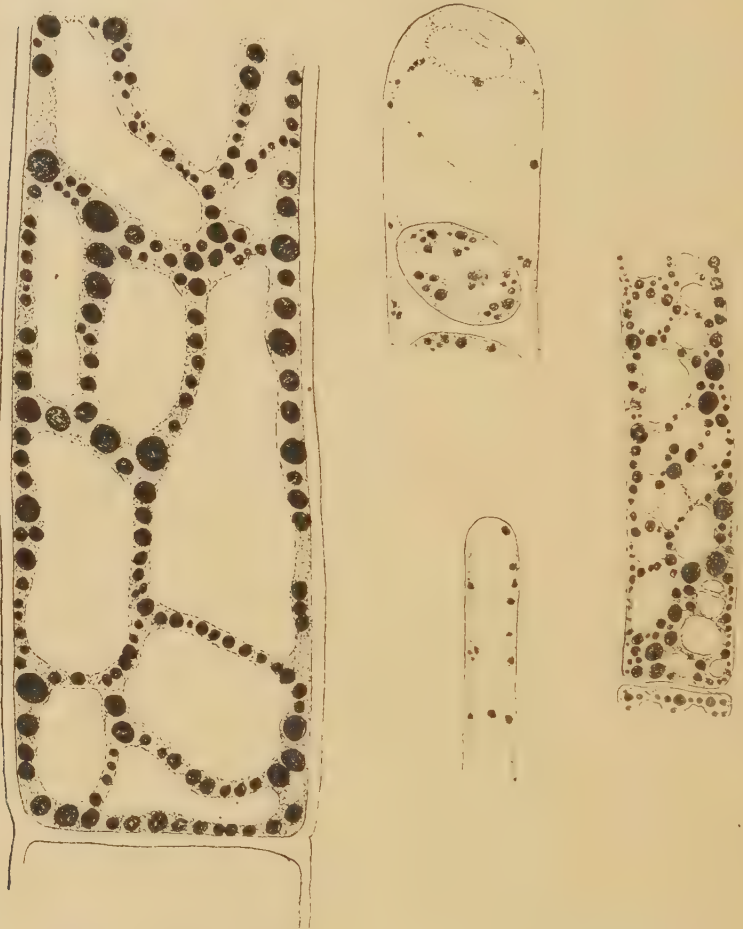


Fig. 16. — *Pyronema confluens*. — L'ergastome (coloré en brun par l'acide osmique) :

- à gauche, dans un filament très-âgé ;
- à droite, dans un filament jeune ;
- au centre et en bas, dans une paraphyse ;
- au centre et en haut, dans la partie supérieure d'un asque (G. 2.500).

sont vieux et très vacuolisés, les liposomes se placent en file dans les trabécules protoplasmiques (Fig. 16), ou bien s'accu-

mulent contre les cloisons transversales des apocytes.

Dans les asques où les spores sont complètement formées, l'ergastome s'observe surtout dans ces dernières ; dans l'épiplasma, ne subsistent que de rares et petits liposomes (Fig. 16).

Le pigment qui communique au Champignon sa couleur orangé vif est fixé sur les granules lipoïdiques.

VI. — *Uncinula clandestina* (Biv. Bern.) Sch.

Habitat. — Cette Erysiphée a été récoltée au mois de septembre 1932, sur feuilles d'Orme, dans le département du Gard, à proximité des rives du Rhône. Nous n'avons pas connaissance de travaux cytologiques concernant cette espèce.

Le mycélium. — Il forme, sur les feuilles d'Orme, une très mince couche de filaments très lâchement entrecroisés et d'aspect aranéux. Les cellules, disposées bout à bout, qui constituent ces filaments, ont un diamètre faible compris entre 2 et 3 μ , leur longueur peut varier du simple au double. Elles renferment un cytoplasme finement granuleux, réduit à une très mince couche pariétale et à de fines trabécules transversales ; tout le reste de la cavité cellulaire étant occupé par le vacuome. Le noyau possède un nucléole volumineux, central, à peu près sphérique, entouré d'une mince couche de nucléoplasme que limite une membrane nucléaire nette (Fig. 17, ci-après). Le noyau dans son ensemble et dans celui-ci, le nucléole, subissent un gonflement plus ou moins marqué, suivant la quantité d'acide acétique contenue dans le fixateur ; nous nous en sommes parfaitement rendu compte en fixant partie de notre matériel au Bouin ordinaire et partie au Nawaschin.

Les suçoirs. Bref historique. — Ces organes témoignent d'une remarquable adaptation des Erysiphées à la vie parasitaire.

Vers le milieu du siècle dernier, on était très alarmé en Europe par une épiphytie, importée d'Amérique, qui causait de très grands ravages sur les grappes de Raisin. Il s'agissait d'une Erysiphée, nommée *Uncinula spiralis*, sur laquelle les mycologues de l'époque portèrent vivement

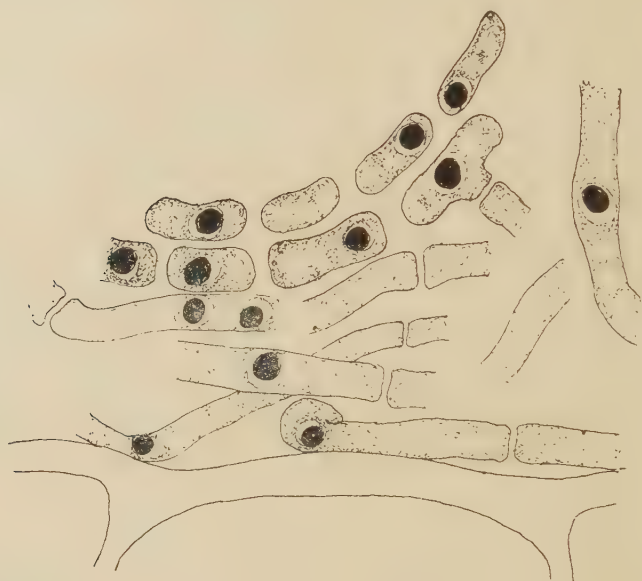


FIG. 17. — *Uncinula clandestina*. Le mycélium superficiel (G. 2.100)
(Fixateur Nawaschine).

leur attention. C'est ainsi que Von MOHL [163], en 1853, fut amené à remarquer la partie externe du suçoir, sorte de dilatation du filament mycélien qui se forme au point d'où se détache le suçoir.

La même année, VISIANI [162], le premier, constatait que de la partie dilatée de l'hyphe, signalée par Von MOHL, se détache un appendice qui pénètre, comme une racine, dans les cellules épidermiques de l'hôte.

Mais c'est à DE BARY, que l'on doit la première étude approfondie des suçoirs des Erysiphées dont il distinguait trois formes. Cet auteur appliquait le terme d'« *hausto-*

rium » aux deux parties, externe et intramatrice, du suçoir lequel était, pour cet auteur, un organe de fixation et de succion.

En 1880, FRANK [75] donnait le nom d'« *appressorium* » à la partie externe dilatée, réservant le terme d'« *haustorium* » à la partie interne au moyen de laquelle le parasite puise, dans les cellules hospitalières, les matériaux nutritifs.



FIG. 18. — *Uncinula clandestina*. Suçoirs : différents aspects. Les cellules-hôtes sont schématisées. (G. 2.500) (Fixateur Nawaschine).

En 1900, GRANT SMITH [84] publiait un travail d'ensemble sur les suçoirs de treize espèces d'Erysiphées.

Chez *U. clandestina* dont nous nous occupons ici, la partie interne, ou haustorium, est constituée par une grosse cellule, à peu près sacciforme, renfermant un protoplasme dense, granuleux, très chromophile, qu'interrompent de petites vacuoles sphériques (Fig. 18). Le noyau, légèrement ovoïde, est énorme. L'haustorium est relié au mycé-

lium superficiel par un pédicelle grêle dont on suit aisément, quand la coupe passe à l'endroit favorable, le trajet dans l'épaisseur de la membrane épidermique de l'hôte, comme le montrent clairement nos figures ci-dessus.

Les suçoirs produisent, comme on sait, une altération profonde de la couche inférieure de la membrane épithéliale de l'hôte se traduisant par une gélification dont les coulées se répandent plus ou moins loin, sur la surface de l'haustorium (Fig. 18).

Le développement du périthèce. — Le mycélium est si peu abondant, qu'il faut examiner un nombre relativement considérable de coupes pour pouvoir assister aux tout premiers stades de la formation de l'organe ascophoré ; de plus, les organes sont, au début, si minuscules, qu'ils passent souvent inaperçus.

L'ascogone est une cellule qui se sépare du filament porteur par une cloison. Il s'élève verticalement au-dessus du thalle ; son extrémité se recourbe et tend à s'enrouler. L'organe, à ce stade, est uninucléé.

A son contact, ou à une très petite distance, on voit l'anthéridie représentée par une cellule, également uninucléée, mais de dimensions plus faibles que celles de l'ascogone (Fig. 8, Pl. XXXV).

L'affinité des deux organes l'un pour l'autre est, chez cette espèce, des plus marquées. Ainsi, il peut arriver que le contact ne puisse s'établir par suite d'un trop grand éloignement. Dans ce cas, il y a tropisme évident de la part de l'ascogone vers l'anthéridie.

D'autres fois, l'oogone, appliqué contre l'organe mâle, se prolonge en une sorte de bec ou même d'appendicule, ce qui donne l'impression qu'une communication va s'établir entre les deux organes ; de telles dispositions morphologiques plaident évidemment en faveur d'une fonction ancestrale qui a été reportée à un stade ultérieur pour des raisons que l'on a cherché à expliquer.

Malgré ces apparences, nous ne voyons, à aucun moment, les deux organes communiquer l'un avec l'autre. Mais ce que nous constatons, c'est que l'anthéridie dégénère plus ou moins tôt. La Figure 10, Planche XXXV, représente un très jeune conceptacle à deux assises recouvrantes, où l'on voit, accolée à l'ascogone, une anthéridie qui ne s'est pas divisée et dans laquelle le noyau est manifestement dégénéré. Il est réduit, en effet, à un granule chromatique autour duquel l'on ne retrouve plus ni enchylème ni membrane nucléaire. La figure 11, Planche XXXV, montre également un périthèce dont le péridium, plus jeune que le précédent, n'a qu'une seule assise recouvrante, et dans lequel on voit, à côté de l'ascogone globuleux contenant un noyau volumineux et un protoplasme dense, deux cellules anthéridiennes aplaties, en voie de régression très avancée, dans lesquelles ne subsistent plus que des traces de cytoplasme.

Le périthèce, dont la paroi ne possède encore qu'une seule assise, est un très petit organe à peu près sphérique, de 13-16 μ de diamètre. L'ascogone, encore uninucléé à ce stade, mesure de 4 à 6 μ ; il tranche par le volume de son noyau, par son propre volume, et par l'abondance et la chromophilie de son cytoplasme. Son noyau ne tarde pas à se diviser, mais nous n'avons pas vu cette division, et le stade qui se présente dans nos préparations est celui où l'ascogone est binucléé (Fig. 12, Pl. XXXV).

Des différences assez notables de grosseur entre les deux noyaux ont été assez souvent signalées dans d'autres espèces ; chez *U. clandestina*, ces derniers ont toujours à peu près le même volume.

Nous n'observons pas, dans nos coupes, d'ascogone multi-nucléé et qui ne serait pas encore divisé ; il faut donc admettre que l'organe se cloisonne de bonne heure et, sans doute, au fur et à mesure que les noyaux se multiplient. Ce processus aboutit à un ascogone cloisonné, formé de trois ou quatre éléments (Fig. 9, Pl. XXXVI) dont l'un,

terminal, ou plus rarement intercalaire, renferme deux noyaux, les autres restant uninucléés. Cette cellule binucléée est la cellule ascogène. Pendant que l'ascogone se transforme comme il vient d'être dit, le nombre des assises du péridium a passé de deux à trois. Les éléments de l'assise la plus interne sont allongés dans le sens radial. C'est par un cloisonnement tangentiel des éléments internes que le nombre des assises du péridium s'accroît.

Puis, tandis que ses deux noyaux se multiplient, la cellule ascogène augmente considérablement de volume ; de sa surface naissent des bourgeons dans lesquels passent les noyaux (Fig. 2 et 11, Pl. XXXVI). A ce moment, l'enveloppe périthéciale comprend généralement quatre assises (Fig. 2, Pl. XXXVI). Les bourgeons dont nous venons de parler, représentent les ébauches des hyphes ascogènes.

Ces derniers, qui ne peuvent beaucoup s'étendre à cause de l'exiguïté de la cavité interne du conceptacle, se cloisonnent transversalement en une série de cellules dont certaines contiennent deux noyaux. Ce sont là les diplogamètes. La Figure 12, Planche XXXVI, montre deux diplogamètes ; entre ceux-ci, se trouvent trois cellules uninucléées appartenant à l'hyphe ascogène et les éléments périphériques sont ceux de la couche la plus interne du péridium.

Les diplogamètes augmentent énormément de volume à mesure qu'ils évoluent en asques, de sorte que les cellules stériles des hyphes ascogènes se trouvent de plus en plus comprimées, et finissent même par disparaître tout à fait lorsque les asques sont adultes.

La Figure 13, Planche XXXV, représente le début de la caryogamie dangeardienne. Les deux noyaux, dont les nucléoles sont rejetés à la périphérie, arrivent au contact et, en ce dernier point, les membranes nucléaires sont en voie de résorption.

Nous n'avons pu étudier les mitoses réductrices, à cause

du trop petit nombre de celles-ci dans notre matériel qu'il eût fallu récolter un peu plus tardivement. Nos observations n'ont pu être poussées au-delà du zygonema (Fig. 4, Pl. XXXVI). Ce dernier est très net, avec ses filaments minces rapprochés parallèlement.

En résumé, nous constatons dans *U. clandestina* :

1^o L'absence complète de toute communication entre ascogone et anthéridie, le contenu de cette dernière dégénéralant rapidement *in situ*.

2^o Une fusion nucléaire unique dans le cycle évolutif, se produisant à la base de l'asque.

VII. — *Microsphæra quercina* (Schw.) Burr.

Aperçu historique. — Cette Erysiphée, qui cause de graves méfaits, était inconnue en Europe avant 1907. Les premiers foyers en furent découverts aux environs de Paris par HARIOT (1) au cours de l'été de l'année que nous venons d'indiquer.

En 1908, son aire de dispersion s'étendait à toute l'Europe et à l'Afrique du Nord. En 1912, elle atteignait l'Amérique du Sud.

Au début, l'espèce ne se manifesta que sous sa forme conidienne. Les premiers périthèces furent observés à Cavillargues (Gard), au mois de décembre 1911, par ARNAUD [4]. L'étude systématique de la forme parfaite de fructification a donné lieu à de vives controverses. Tandis qu'ARNAUD et FOEX [5] identifiaient le parasite avec l'espèce américaine *Microsphæra quercina*, très anciennement connue, GRIFFON et MAUBLANC [89] en faisaient une espèce nouvelle qu'ils nommaient *M. alphitoïdes*. Mais les

1. HARIOT (P.), *Note sur un Oidium du Chêne* [Bull. Soc. Myc. France, t. 23, p. 157, 1907].

travaux de systématique ultérieurs donnèrent raison à FOEX et ARNAUD.

Depuis 1919, les périthèces se forment très régulièrement chaque année dans la basse vallée du Rhône. On les a ensuite observés en plusieurs pays de l'Europe. En ce qui concerne la France, les périthèces demeurèrent longtemps inconnus hors la région précitée. Nous avons été le premier [139] à signaler leur présence, en 1924, dans un département du Sud-Ouest. Ils ont été observés en 1929, à Rochefort, près de Grenoble.

Les périthèces qui ont servi à nos observations, ont été récoltés au mois de septembre des années 1932 et 1933, à Poët-Laval (Drôme) et aux Angles (Gard). Nous avons trouvé là un matériel abondant et à tous les stades du développement. Nous en avons été d'autant plus satisfait, que cette espèce, dont on s'occupe en Pathologie végétale, ne semble pas avoir fait, jusqu'ici, l'objet d'études cytologiques.

Habitat. — Quoique importée de l'Amérique du Nord, *M. quercina* ne s'observe que très exceptionnellement sur les Chênes américains que l'on peut rencontrer en France. A diverses reprises, nous avons eu l'occasion de rencontrer, dans le Sud-Ouest de la France, des *Quercus rubra* et des *Q. phellos* ; or, il ne nous a jamais été donné de les voir attaqués, alors que nos Chênes indigènes, placés au voisinage des premiers, étaient envahis.

Du mois de mai à la fin de la belle saison, la forme conidienne abonde partout. Les *Q. pedunculata*, *Toza*, *pubescens*, sont les plus réceptifs. C'est sur la dernière de ces espèces, que nous avons récolté la forme parfaite à des dates diverses, comprises entre les 18 septembre et 8 octobre, de façon à rencontrer dans notre matériel les différents stades que nous recherchions.

Le mycélium. — Il est formé d'hyphes lâchement entrecroisés, répandus surtout sur la face supérieure de la feuille

hospitalière. Chaque filament est constitué par des cellules plus ou moins allongées, d'un calibre irrégulier, le diamètre pouvant varier de 2,5 à 5 et même 6 μ . Les noyaux de ces cellules (mononucléées) ont les mêmes caractères que ceux des cellules de l'espèce précédente. Le protoplasme, peu abondant, est interrompu par de nombreuses vacuoles. Ce mycélium peut produire des organes



FIG. 19. — *Microsphaera quercina*. Un aspect du mycélium (G. 2.100) (Fixateur Duboscq-Brasil).

que l'on a appelés « épaisissements gemmiformes » et des suçoirs.

Les épaisissements gemmiformes. — A l'arrière-saison, les hyphes végétatifs produisent, souvent en très grand nombre, des organes dont FERRARIS [70] a fait, au début de 1909, l'étude morphologique. Cet auteur a admis que ces formations constituent des organes de conservation du parasite. Plus tard, PÉTRI [135] a confirmé les vues de FERRARIS et les a assimilées à des chlamydospores. Ces épaisissements constituent un caractère général des Erysiphacées, FOEX [74] les ayant observés chez plusieurs types de cette importante famille.

Nous avons pu étudier la structure interne de ces organes

sur des échantillons récoltés tardivement, dans la première quinzaine d'octobre, aux environs d'Avignon. Tandis que certains segments des hyphes s'amincissent, d'autres, à la suite, se dilatent énormément et atteignent jusqu'à 9-12 μ de largeur. Dans ces parties renflées, la membrane acquiert un épaissement énorme.

Bien que ces formations soient nombreuses et parfois placées côte à côte sur un même filament ; ce n'est que de temps à autre que l'on parvient à y observer un gros noyau

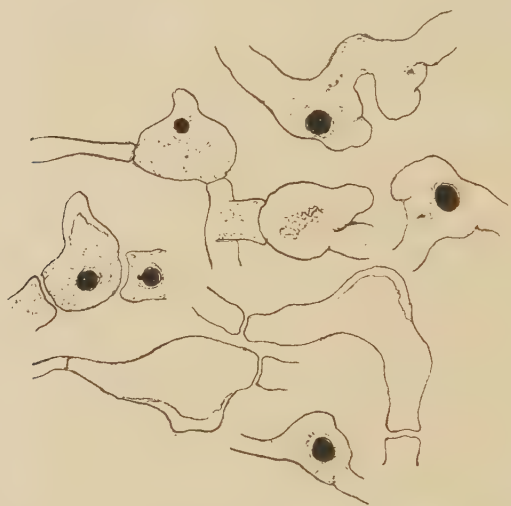


FIG. 20. — *Microsphaera quercina*. Epaisissements gemmiformes (G. 2.100) (Fixateur Duboscq-Brasil).

parfaitement constitué avec membrane, nucléoplasme et nucléole, ou bien désorganisé et réduit alors à un gros granule chromatique. Dans la cavité, subsistent des amas de matière vivante clairsemés (Fig. 20). Souvent, on observe, à droite et à gauche, une cloison transversale qui les sépare du filament porteur. PÉTRI pensait qu'un très petit nombre seulement de ces « épaisissements » gemmiformes étaient capables de remplir leur rôle d'organes conservateurs. La pauvreté en substance protoplasmique et le

mauvais état fréquent du noyau montrent, en effet, qu'il ne peut en être autrement.

Les suçoirs. — Nous avons toujours réussi à mettre en évidence les haustoria de l'Oïdium du Chêne, en traitant de simples coupes à la main soit par l'eau iodo-iodurée, soit par le bleu coton lactique, la sensibilité des suçoirs à ce dernier réactif étant beaucoup plus grande que ne l'est celle



FIG. 21. — *Microsphaera quercina*. Suçoirs : partie intramatrice (haustorium) (G. 2.500) (Fixateur Bouin).

du reste de l'appareil végétatif, lequel prend mal ce colorant.

Dans les coupes en séries, les haustoria se présentent comme de grosses cellules, à peu près vésiculeuses, allongées dans le sens tangentiel. Leurs dimensions moyennes sont $10-13 \mu \times 7-9 \mu$. Elles renferment un cytoplasme compact, granuleux et un volumineux noyau. Le protoplasme de la cellule épithéliale envahie par le suçoir est rapidement tué. Dans les coupes colorées à l'hématoxyline, il apparaît comme un coagulum très chromophile, ce qui peut beaucoup gêner pour l'observation du suçoir. On remarque fréquemment une gélification de la partie profonde de la membrane épithéliale de l'hôte (fig. 21).

L'appareil conidien. — Les conidiophores, dressés verticalement au-dessus du thalle, sont très nombreux. Typiquement, un conidiophore est constitué par trois cellules



FIG. 22. — *Microsphaera quercina*. Conidiophores
(G. 2.100) (Fixateur Bouin).

superposées ; mais il en est de bicellulaires et d'autres qui possèdent quatre ou même cinq cellules ; seule la cellule terminale se transforme en conidie. Quand cette dernière se détache, la cellule-mère sous-jacente se divise et donne

naissance à une nouvelle conidie, laquelle se détache à son tour et ainsi de suite.

Le développement du conidiophore a été décrit par FOEX [73], mais il n'a pas étudié les cinèses dans l'appareil conidien. De notre côté, nous n'avons pas réussi à les mettre en évidence bien que nous ayons passé en revue un nombre énorme de coupes. Par contre, nous avons observé quelques divisions somatiques dans les cellules du thalle et dans celles du péridium de jeunes périthèces (Fig. 17, Pl. XXXVIII). Le nombre des chromosomes est de quatre ou peut-être de cinq, mais pas davantage; et c'est bien ce nombre que nous retrouvons dans les divisions réductrices que nous étudierons dans quelques instants.

Le développement du périthèce. — Une cellule intercalaire ou même terminale, que rien ne distingue des autres, d'un filament mycélien, émet un rameau qui tend à s'élever verticalement. Le noyau de cette cellule se divise, et l'un des noyaux-fils passe dans le rameau, lequel s'isole par une cloison de la cellule qui lui a donné naissance. Le rameau qui n'est, en somme, au début, qu'un élément cellulaire (Fig. 5, Pl. XXXVI), renfle sa portion distale et tend à s'enrouler. Nous sommes, dès lors, en présence d'un ascogone. Le processus en reste parfois là. On trouve, en effet, de temps en temps, des ascogones dont l'évolution ne s'est pas poursuivie. Autre remarque : quand deux hyphes viennent au contact par leurs extrémités distales, ces dernières manifestent fréquemment une tendance à l'enroulement. Ces aspects présentés par ces portions terminales enroulées, surtout si l'une d'elles a un diamètre plus grand que l'autre, pourraient donner prise au doute. On peut, en effet, se demander si l'on se trouve bien en face d'un enroulement banal, ou si les deux articles en présence ne sont pas l'un un ascogone, l'autre une anthéridie. Dans ce cas, le doute peut subsister jusqu'à ce que se montrent les premières ébauches des filaments recouvrants.

L'ascogone, au stade où nous l'avons laissé avec son extrémité recourbée, a vaguement l'apparence d'un point d'interrogation trapu (Fig. 5, Pl. XXXVI). L'organe, est à ce moment, une grosse cellule uninucléée de 6,5-7,5 μ de hauteur sur 5-6 μ de largeur ; son protoplasme est granuleux et très dense ; son noyau, volumineux, mesure 2-3 μ .

Sur l'ascogone vient s'appuyer un rameau ordinairement moins massif (Fig. 3 et 8, Pl. XXXVI), isolé par une cloison transversale, d'une cellule basilaire appartenant à un hyphe voisin de celui qui a donné naissance à l'ascogone. Ce rameau se met en contact étroit avec l'ascogone autour duquel il tend à s'enrouler. Nous sommes en présence d'une anthéridie. Ici, comme dans *Uncinula clandestina*, déjà étudié, les rapports réciproques des deux organes donnent l'impression nette d'un phénomène sexuel sur le point de s'accomplir. Mais la suite du processus montre que l'acte attendu ne s'accomplit pas.

Comme l'ascogone, l'anthéridie est tout d'abord uninucléée (Fig. 3 et 8, Pl. XXXVI). Un peu plus tard, nous la trouvons divisée en deux ou même trois cellules ; mais déjà, ces dernières présentent des signes évidents de dégénérescence ; le protoplasme y est très clairsemé et les noyaux, ou bien ont disparu (Fig. 6, Pl. XXXVI), ou ne sont plus représentés que par un granule chromatique (Fig. 1, Pl. XXXVII). La comparaison de ces deux dernières figures avec les Figures 3 et 8, Planche XXXVI est, à cet égard, des plus démonstratives. La déchéance progressive de ces noyaux anthéridiens est de toute évidence ; le contraste est frappant entre ces derniers et le noyau de l'ascogone qui conserve intacts ses constituants : caryolympe, nucléole et membrane. Nous ne pouvons donc attribuer à ces noyaux anthéridiens dégénérés un rôle sexuel effectif ; nous le pouvons d'autant moins que jamais, dans les aspects observés, nous n'avons pu saisir, dans les membranes contiguës de l'ascogone et de l'anthéridie, la

moindre solution de continuité, le moindre orifice grâce à quoi le contenu anthéridien pût se déverser dans l'oogone. L'étude des mitoses dans l'asque montrera, d'autre part, qu'il n'existe, dans le cycle de *M. quercina*, qu'une fusion nucléaire.

Tandis que l'anthéridie régresse comme il vient d'être dit, l'ascogone affirme sa vitalité par une série de transformations dont nous allons suivre les stades. Le volume de l'organe s'accroît très rapidement (Fig. 2, Pl. XXXVII) et son noyau se divise; cette division est suivie d'une ou deux autres et, en même temps, des cloisons transversales s'édifient, de sorte que l'ascogone se trouve bientôt morcelé en un petit nombre de cellules dont l'une, terminale (Fig. 3, Pl. XXXVII) ou non (Fig. 4 et 5, Pl. XXXVII), est binucléée, les autres ne contenant qu'un seul noyau. A ce stade, le péricidium comprend deux ou trois assises recouvrantes; les éléments de la couche la plus interne présentent fréquemment une orientation radiale (Fig. 5, Pl. XXXVII). Dans les coupes, les cellules de l'ascogone se distinguent, au premier coup d'œil, par leur position centrale, par leur volume plus considérable et surtout par l'abondance et la chromaticité de leur contenu.

Cet ascogone pluricellulaire n'est pas sans rappeler le stade décrit par WORONIN [166], sous le nom de « würmförmiger Körper », à l'origine de la cupule fructifère d'*Ascobolus pulcherrimus*. Ce corps vermiforme a, du reste, été appelé depuis, l'hyphe de Woronin. Mais ce savant pensait que cet organe, dans l'espèce où il l'avait signalé, était le siège d'une fécondation. Comme DE BARY, WORONIN admettait donc l'existence d'une copulation à la base du périthèce.

Dès lors que l'ascogone se trouve divisé, l'attention doit se porter sur l'article à deux noyaux, signalé plus haut, et dont nous allons suivre le devenir. Grâce aux mitoses que subissent ses deux noyaux, cet article devient très rapidement plurinucléé et on le voit pousser des bourgeons dans

lesquels passent les énergides (Fig. 7, Pl. XXXVII). Ces bourgeons sont le point de départ des hyphes ascogènes, mais il ne nous a pas été possible de suivre le développement progressif de ces derniers.

Un peu plus tard, les hyphes ascogènes se montrent divisés en articles uninucléés sauf un, peut-être parfois deux, dans lequel on compte deux noyaux. Tandis que les éléments uninucléés de la série sont stériles, les articles à deux noyaux augmentent énormément de volume et constituent les diplogamètes dont nous donnons, Figure 8, Planche XXXVII, quelques exemplaires isolés. En réalité, les diplogamètes sont dispersés dans la région centrale du massif cellulaire que constitue chaque périthèce. Comprimés de toutes parts par les cellules stériles entre lesquelles ils se trouvent plongés, les diplogamètes prennent des formes très variables ; mais dans les coupes, on les reconnaît immédiatement grâce à leur état binucléé, à leur cytoplasme dense et à leurs grandes dimensions. Dans une fructification donnée, les uns offrent encore leurs deux noyaux, alors que d'autres sont au stade qui suit la caryogamie (Fig. 16, Pl. XXXVIII).

Les cinèses dans l'asque. — Le noyau de fusion est à peu près sphérique et mesure 3,5 à 4 μ de diamètre à l'état quiescent (Fig. 9, Pl. XXXVII).

La prophase hétérotypique s'annonce par un changement de forme du noyau qui, de sphérique, devient légèrement ovoïde, et par un accroissement très appréciable de volume. Le grand axe de l'élément nucléaire est, à ce moment, de 5,5-6 μ et le petit axe de 4,5-5 μ .

Le matériel chromatique se dégage sous la forme d'un filament mince enchevêtré (Fig. 1, Pl. XXXVIII). La disposition prise par ce filament varie beaucoup d'un noyau à l'autre ; toutefois, l'aspect offert par la Figure 10, Planche XXXVII, se présente plus souvent que d'autres. Il s'agit de boucles occupant la plus grande partie de la

cavité nucléaire et qui, parfois, très allongées (Fig. 10, Pl. XXXVII) viennent au contact, d'une part de la membrane, d'autre part du nucléole, celui-ci toujours rejeté, dès le début de la prophase, sur le côté du noyau. Lorsqu'on suit avec attention le trajet de ces boucles, on remarque, en certaines parties, non pas un, mais deux filaments cheminant parallèlement, l'écart laissé entre eux étant des plus variables. Mais pas plus dans cette espèce que dans les autres examinées, en particulier *G. succosa* où de tels aspects sont souvent des plus nets, nous ne pouvons dire s'il s'agit de la section longitudinale d'un filament originairement unique ou du rapprochement de deux filaments. Cette disposition est celle du *zygonema*.

Il se produit ensuite une rétraction du ruban chromatique, ce qui entraîne un épaississement de ce dernier et un resserrement des boucles (Fig. 2 et 3, Pl. XXXVIII) ; on ne voit plus, à ce stade, cette dualité de certains segments du filament que nous avons notée plus haut. Ces caractères nous permettent de préciser qu'il s'agit bien du stade auquel GRÉGOIRE a donné le nom de *pachynema*.

Puis, le dispositif devient celui que représente la Figure 4, Planche XXXVIII. Le substratum achromatique se résorbe par endroits, tandis qu'il devient noduleux en d'autres ; c'est en ces derniers points que s'individualisent les corps chromosomiques dont la coloration noire intense (par l'hématoxyline) tranche sur celle, bien moins accusée, du substratum. L'appariement des éléments chromosomiques est, chez *M. quercina*, d'une très grande évidence (Fig. 4, 5 et 6, Pl. XXXVIII). Les couples constituent bien les *geminii* que nous retrouverons, un peu plus tard, à la métaphase de cette première division. Nous sommes donc au stade de la diacinèse qui marque la fin de la prophase hétérotypique. Dans certains cas, toute trace de substratum a disparu, et la cavité nucléaire n'est plus occupée, outre la caryolymphe, que par le nucléole et les chromosomes (Fig. 6, Pl. XXXVIII) ; dans d'autres cas, des

restes de matériel achromatique peuvent encore subsister, reliant certains couples chromosomiques ou les masquant plus ou moins (Fig. 5, Pl. XXXVIII).

Nous nous sommes appliqué à décrire de notre mieux ces différentes étapes de la prophase parce que, des divers types étudiés dans ce travail, *M. quercina* est un de ceux où elles se montrent avec le plus de netteté. A ce point de vue, il est à rapprocher de *G. succosa*.

Non moins remarquable est le stade du synzesis (Fig. 7 et 8, Pl. XXXVIII), lequel n'est pas rare dans nos préparations. Le ruban chromatique affaissé, forme un peloton serré qu'un ou deux tractus relient souvent au nucléole. Malheureusement, dans cette masse confuse, on n'arrive pas à voir les détails ce qui rend impossible l'interprétation des figures.

La membrane du noyau de fusion est toujours bien visible quand le noyau est à l'état de repos, mais elle disparaît plus ou moins tôt pendant la prophase.

La métaphase se présente avec les caractères suivants. La plaque équatoriale est bien constituée. Les chromosomes, en effet, ne sont pas simplement rassemblés dans la région moyenne du fuseau, d'une manière approximative, mais s'y réunissent bien sur un même plan transversal. Ils y sont, très fréquemment, plus ou moins coalescents ce qui rend, dans ces cas, leur dénombrement impossible. Cependant, même dans ces conditions défavorables, la première impression est qu'ils sont peu nombreux. Il faut faire un nombre de coupes considérable pour arriver à obtenir des métaphases où les éléments chromosomiques soient distincts les uns des autres (Fig. 9 et 10, Pl. XXXVIII). Dans ces cas heureux, on peut alors se rendre compte de leur nombre qui est de quatre ou, peut-être, de cinq, mais pas davantage certainement.

Comme dans *P. confluent*, il nous est arrivé de rencontrer sur le fuseau, au stade de la métaphase, c'est-à-dire à un moment où les chromosomes sont disposés en une

plaque équatoriale, un ou deux granules, plus ou moins proches des extrémités du fuseau, que nous nous refusons à identifier avec des chromosomes authentiques pour les raisons que nous avons déjà données lors de notre étude du *P. confluens* (voir p. 437).

La caryolymphe, vers la périphérie, passe graduellement au cytoplasme de l'asque dans lequel l'un des apex du fuseau (Fig. 9, Pl. XXXVIII) semble pénétrer à la façon d'un coin. Les centrosomes sont punctiformes ; autour d'eux, le protoplasme se montre un peu plus condensé qu'ailleurs, mais nous n'avons pas réussi à voir nettement les asters.

À la seconde mitose, les deux fuseaux sont presque toujours très proches l'un de l'autre (Fig. 12 et 13, Pl. XXXVIII) ; les chromosomes sont généralement au contact ; lorsqu'ils sont détachés les uns des autres (Fig. 12 et 13, Pl. XXXVIII), on peut aisément les compter. Dans la Figure 12, on voit une anaphase assez avancée où chaque groupe chromosomique comprend quatre unités ; l'un des groupes est bien quelque peu masqué par le nucléole, mais l'autre est très dégagé et d'une lecture facile. Dans les deux figures, les nucléoles sont distincts, mais les membranes nucléaires ont disparu.

La Figure 15, Planche XXXVIII représente une troisième division. C'est une circonstance exceptionnelle que trois fuseaux sur les quatre se soient trouvés compris dans la même coupe ; l'un des fuseaux est, du reste, vu en coupe optique. Le nombre des chromosomes est encore de quatre, comme dans les deux premières mitoses. Les nucléoles ont disparu ; l'absence de membrane nucléaire rend plausible leur passage dans le cytoplasme de l'asque où ils se seraient désintégrés. Nous verrons une autre espèce chez laquelle le nucléole passe, à un stade variable de la prophase hétérotypique, dans le protoplasme où on peut l'observer à une distance parfois éloignée du noyau.

La formation des ascospores. — Malgré nos efforts, nous n'avons pas réussi à mettre en évidence le rôle, pourtant si net dans d'autres matériaux, précisément étudiés dans le présent travail, des centrosomes et des asters dans la formation des ascospores.

Quand les noyaux résultant de la troisième cinèse sont constitués, il apparaît dans la masse cytoplasmique de l'asque, jusque-là homogène, des lignes sinueuses claires passant à des distances très variables des noyaux ; ces lignes correspondent à des divisions du protoplasme et ces dernières se produisent simultanément de sorte que le terme de « syntomie » se trouve ici pleinement justifié. Nous avons représenté (Fig. 18, Pl. XXXVIII) un état dans lequel le morcellement du cytoplasme est un peu plus accusé ; on voit, à la périphérie, deux minces couches, en verre de montre, d'épiplasme ; tout le reste, participant à la formation directe des spores constitue le sporoplasme. Les membranes s'édifient autour des masses sporogènes qui s'isolent de plus en plus les unes des autres, tandis que leurs formes se modifient. Très allongées à l'état embryonnaire, elles deviennent progressivement ellipsoïdales et aboutissent finalement à des ascospores (Fig. 19, Pl. XXXVIII).

Observations vitales et post-vitales. — Elles ont porté sur le conidiophore et, plus spécialement, sur les conidies dont la structure peut être aisément observée sans artifice de coloration. Le vacuome y tient une grande place ; on trouve, soit quelques vacuoles énormes séparées par de minces trabécules de cytoplasme, soit, au contraire, de nombreuses vacuoles sphériques. A leur intérieur, il nous est arrivé d'y voir, sans recourir aux colorants appropriés, des corpuscules métachromatiques. Mais par des solutions très diluées de rouge neutre, la substance métachromatique peut être mise en évidence avec la plus grande facilité. Dans ces conditions, elle précipite sous forme de corpuscules.

souvent agités par des mouvements browniens ; ou bien elle se présente à l'état de chromidium, ce qui communique à la vacuole une teinte diffuse.

La conidie, très sensible à l'action du colorant, est gravement altérée un quart d'heure à vingt minutes après pénétration de ce dernier.

A plusieurs reprises, nous avons fait agir le vert janus, mais nous n'avons pu réussir à obtenir d'indication précise concernant le cytome.

Le liquide de Lugol colore instantanément le glycogène. Ce glucide s'accumule dans les conidies; sa quantité décroît graduellement quand on passe de celles-ci aux cellules inférieures du conidiophore, puis à celles du thalle.

On sait que les composés tanoïdes sont très répandus, à l'état colloïdal, dans le vacuome d'un très grand nombre de végétaux chlorophylliens, en particulier le Chêne. Bien que ces composés à noyau phénolique n'aient été que très rarement observés dans les Champignons, nous avons voulu nous rendre compte s'il n'en existait pas dans le système vacuolaire de *M. quercina* qui a précisément pour hôtes les différentes espèces du genre *Quercus*.

Pour cela, nous avons fait agir sur des coupes fraîches, des solutions très diluées de sels ferriques, en particulier de perchlorure, et aussi de bichromate de potassium, d'acide chromique et d'acide osmique. Si ces divers réactifs ont révélé, dans le vacuome des feuilles hospitalières, des quantités plus ou moins grandes de tannins, par contre, la réaction est toujours restée négative vis-à-vis du parasite. Or, nous aurions pu nous attendre à des résultats contraires, du fait de l'affinité du Champignon pour des hôtes riches en ces composés.

Le cytome. — Nous l'avons très nettement observé dans les jeunes asques par la méthode de Regaud (Fig. 1, Pl. XXXIX). Dans ces organes, cette formation se présente sous forme de grains de volume très variable. Quand

les spores commencent à s'édifier, les cytosomes, comme nous l'avons déjà constaté pour d'autres espèces, tendent à se grouper autour des noyaux. Il n'en reste qu'une très infime partie dans l'épiplasme comme le montre la figure 1, Planche XXXIX, où l'on observe également quelques corpuscules métachromatiques dans les vacuoles.

De cette étude, nous retiendrons surtout les faits suivants :

1^o Dans l'espèce considérée, nous ne rencontrons qu'une seule caryogamie s'accomplissant à l'origine de l'asque, donc à un stade avancé, mais toujours le même, du cycle évolutif.

2^o Pas de mise en communication des branches ascogoniale et anthéridienne et, partant, pas de fusion harpérienne à la base du périthèce.

3^o Une succession vraiment remarquable, des stades caractéristiques des divisions hétérotypiques. La constance du nombre des chromosomes aux trois mitoses dans l'asque, dont le nombre haploïde retrouvé, d'ailleurs, dans les divisions somatiques (Fig. 17, Pl. XXXVIII), est de quatre. Une seule réduction chromatique se produisant à la première mitose dans l'asque et, par conséquent, pas de phénomène brachyméiotique ultérieur.

VIII. — Erysiphe Cichoracearum D. C.

Habitat. — L'espèce constitue un matériel d'étude des plus favorables à cause des dimensions des objets et de la netteté des aspects observés. Nous l'avons récoltée les 25 et 28 septembre 1933 à Saint-Seurin-de-Cadourne (Gironde) ; son hôte était *Plantago major* dont elle attaquait violemment la face inférieure des feuilles.

Si nous avons pu observer dans les asques de très jolies mitoses ; par contre, dans aucun de ces organes, nous n'avons pu trouver de spores définitivement formées, le stade où nous l'avons récoltée étant un peu trop précoce. L'absence de ces dernières, nous a privé d'un des caractères.

dont on tient le plus grand compte pour la détermination. Pour l'identifier, nous nous sommes appuyé sur la nature spécifique de la plante hôte et sur d'autres caractères décrits dans « Kryptogamen Flora » de RABENHORST [138] et dans la très belle monographie de LÉVEILLÉ [116] qui sert de base, depuis 80 ans, à la classification des Erysiphacées. Il s'agit bien de l'*Erysiphe lamprocarpa* devenu depuis *E. Cichoracearum*.

Le mycélium. — Il forme une couche aranéuse abondante à la face inférieure des feuilles du *P. major*. Les



FIG. 23. — *Erysiphe Cichoracearum*. Mycélium ; conidie ; suçoir (G. 2.100) (Fixateur Bouin).

éléments constitutifs des hyphes sont des cellules placées bout à bout, de 3 à 6 μ de diamètre et d'une longueur très variable qui peut, dans les cas extrêmes, aller de 12 à 45 μ . Ces éléments sont mononucléés, mais il s'en trouve exceptionnellement de binucléés. Les noyaux, volumineux, ont une structure conforme à celle des noyaux végétatifs des Erysiphées précédemment décrites (Fig. 23).

Le cytoplasme est très finement granuleux, peu abondant et pariétal. Le reste de la cavité cellulaire est occupé, outre le noyau, par de grandes vacuoles entre lesquelles on distingue de fines trabécules cytoplasmiques.

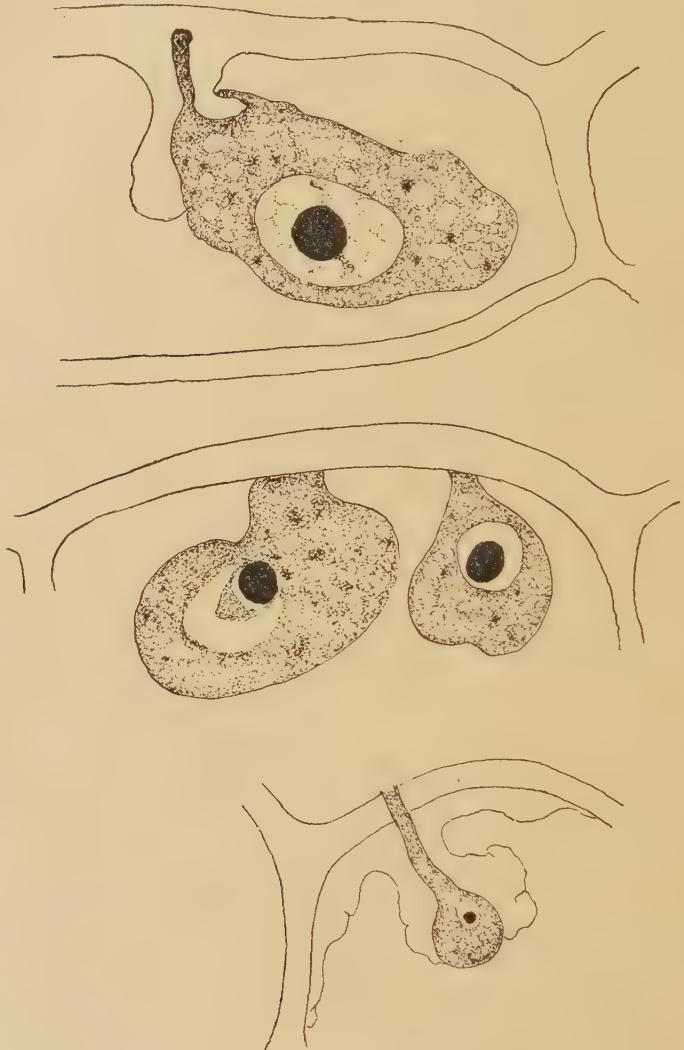


FIG. 24. — *Erysiphe Cichoracearum*. Formes diverses de suçoirs
(G. 2.500) (Fixateur Bouin).

Les suçoirs. — Des diverses espèces d'Erysiphées que nous avons étudiées, *E. Cichoracearum* est celle où ces organes se sont montrés les plus nombreux et les plus faciles à observer. Ce sont de gros éléments sacciformes, pourvus d'un noyau énorme et d'un protoplasme très dense. Cette accumulation de matière vivante dans les suçoirs est un fait général chez les Erysiphées ; mais le contraste, à ce point de vue, entre les haustoria et les cellules du mycélium superficiel, est ici des plus frappants. Il n'est pas rare de rencontrer deux suçoirs dans une même cellule-hôte. Le pédicelle est toujours très ténu, ne mesurant guère plus de 1,1 à 1,3 μ de diamètre. La lésion causée à l'épiderme de l'hôte se traduit par un brunissement circulaire qui apparaît autour du point où le suçoir commence à s'enfoncer dans la cuticule. Les suçoirs envahissent, non seulement les cellules épidermiques du limbe, mais aussi celles des poils.

Le mode de formation des fulcres. — La cellule génératrice d'un fulcre peut être plus ou moins allongée dans le sens tangentiel (Fig. 25 *a* et *b*). Dans le premier cas, elle émet, du côté externe, bien entendu, un bourgeon (Fig. 25 *b*) qui devient rapidement digitiforme, mais qui n'intéresse qu'une portion de sa surface ; dans le second cas, c'est toute la surface qui s'allonge radialement (Fig. 25 *a*).

Peu après, le noyau contenu dans la cellule génératrice se divise ; l'un des noyaux-fils reste en place dans celle-ci, et l'autre passe dans le bourgeon ; une cloison transversale se constitue ensuite dans la région inférieure du processus et, dès lors, ce dernier se trouve séparé de la cellule qui l'a produit ; il devient l'article inférieur du fulcre. Le noyau de cet article se divise à son tour ; l'un des noyaux-fils reste en place et l'autre gagne la région apicale ; une cloison s'établit entre les deux et, à ce moment, l'appendice se trouve formé de deux articles. Le processus recommençant, un troisième article s'ajoute au second. Le fulcre

comprend finalement un petit nombre d'articles, ou plus exactement de cellules, très allongées, cylindriques, dont le contenu régresse rapidement en commençant par l'élément le plus inférieur (Fig. 25 c).

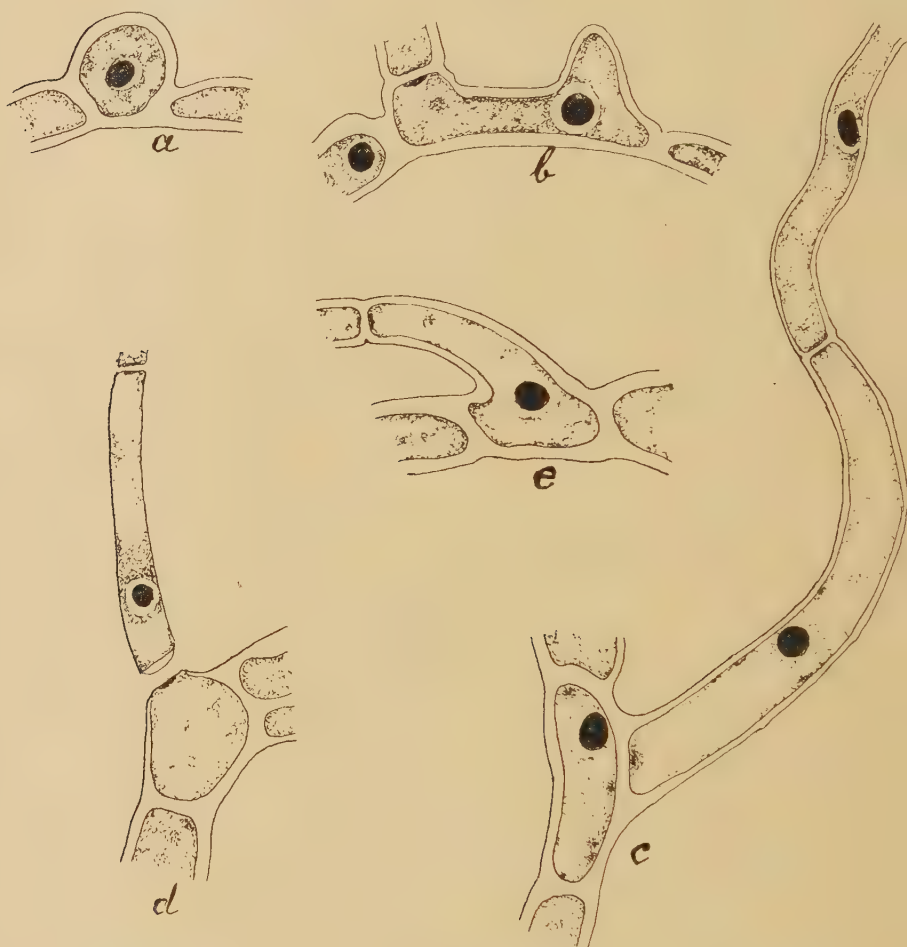


FIG. 25. — *Erysiphe Cichoracearum*. a) Cellule de l'assise externe du péricidium évoluant en fulcre (début) (Fixateur Bouin).
 b) Fulcre : bourgeon précurseur émis par une cellule de l'assise externe du péricidium ;
 c) Cellule inférieure de fulcre reposant sur la cellule génératrice ;
 d) Cellule basilaire de fulcre et article inférieur de ce dernier ;
 e) Partie basilaire de fulcre.

Parfois, les choses se passent un peu différemment au début. En effet, le noyau de la cellule périthéciale, au lieu de se diviser de bonne heure dans celle-ci, passe d'abord dans le bourgeon où il opère ensuite sa division. Deux cas peuvent ensuite s'offrir : une cloison peut se former à la base de l'appendice et l'on retrouve au-dessous la cellule génératrice dépourvue de noyau (Fig. 25 *d*), ou bien la cloison ne s'établit pas, et dans ces conditions, cette cellule et son prolongement ne forment qu'une seule cavité uninucléée (Fig. 25 *e*).

Le développement du périthèce. — A part quelques détails de peu d'intérêt, l'on peut dire que les stades initiaux sont les mêmes que ceux décrits chez les Erysiphées déjà étudiées. L'ascogone (Fig. 2, Pl. XXXIX) a toujours cette forme caractéristique générale que nous avons décrite avec soin chez *M. quercina*. Les Figures 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, Planche XXXIX, montrent, jusqu'à l'évidence, qu'anthéridie et ascogone, plus ou moins étroitement rapprochés, ne se mettent en communication à aucun moment et que la fécondation, à ce stade, est, par conséquent, impossible ; les noyaux restent à leur place dans leur cellule respective, et ceux de l'anthéridie s'y désorganisent plus ou moins tôt. Le mycélium étant très abondant, ces aspects du début ne sont pas rares dans les préparations, surtout si l'on prend soin de couper un peu épais ; 10 μ paraissant l'épaisseur optimale.

Quand le périthèce a atteint 16-18 μ de diamètre, on trouve dans la région centrale, protégé par une seule assise, un ascogone volumineux, de 12-13 μ de hauteur sur 4-5 μ de largeur. A ce moment, l'organe est généralement binucléé par suite de la division de son noyau primitif ; les deux éléments nucléaires sont à peu près de même dimension (Fig. 8, Pl. XXXIX). Ce stade dure peu. Très rapidement, l'on passe à des états où l'ascogone se trouve successivement divisé en deux, trois et parfois quatre gros éléments (Fig. 9,

10, 11, Pl. XXXIX) disposés, tantôt en arc (Fig. 11), tantôt de manière quelconque (Fig. 10). Généralement, un seul de ces éléments est binucléé; mais, par exception, il peut s'en trouver deux qui possèdent chacun deux noyaux (Fig. 11, Pl. XXXIX).

Le processus se poursuit par la formation des hyphes ascogènes et la constitution des diplogamètes où s'opère la fusion. Nous passons rapidement, car tous ces stades se reproduisent dans les mêmes conditions que celles que nous avons déjà vues en détail précédemment.

Les cinèses dans l'asque. — Le noyau double de fusion occupe, à peu près constamment, la région inférieure de l'asque lequel, dans cette espèce, se prolonge, vers le bas, en un pédoncule plus ou moins prononcé (Fig. 1 et 2, Pl. XL).

La prophase de la mitose hétérotypique est marquée, au début, par une augmentation sensible du volume du noyau et le rejet du nucléole à la périphérie. La pression de cet organe contre la membrane nucléaire entraîne, parfois, une déformation de cette dernière, qui se traduit par une évagination de la cavité nucléaire dans laquelle le nucléole vient se placer (Fig. 1, Pl. XL). Fréquemment, du reste, la membrane d'enveloppe du noyau disparaît au cours de cette prophase (Fig. 4 et 6, Pl. XL) et le nucléole peut franchement émigrer dans le cytoplasme de l'asque, perdant toute relation avec le noyau (Fig. 3, Pl. XL).

Comme toujours, le matériel chromatique affecte, tout d'abord, une disposition en filaments plus ou moins enroulés, qui embrasse plus ou moins l'étendue de la cavité nucléaire (Fig. 1, 2, 3, Pl. XL). En observant avec soin, on remarque, en certaines parties du trajet, cette dualité des filaments qui correspond au *zygonema*. A un moment qu'il est difficile de préciser, se produit le *synizesis* (Fig. 4, 5, 6, 7 Pl. XL), et à la fin de la prophase, la *diacinèse* (Fig. 8, Pl. XL) avec les caractères que nous lui connaissons.

La Figure 9, Planche XL, montre un début d'anaphase particulièrement net. Les *gemi*ni, ou *diades*, viennent de se dissocier, et il est de toute évidence que chaque pôle recevra un groupe de quatre chromosomes.

La seconde mitose (Fig. 10 et 11, Pl. XL), est encore caractérisée par la présence, à la plaque, de quatre chromosomes, et dans le noyau supérieur de la Fig. 11, l'un des éléments chromosomiques équatoriaux s'est déjà partagé.

Enfin, c'est encore quatre chromosomes que nous rencontrons à la métaphase de la troisième mitose (Fig. 12, Pl. XL).

Quatre est donc le nombre haploïde observé chez *E.Cichoracearum*, et ce nombre se trouve confirmé par l'étude des divisions somatiques (Fig. 13, Pl. XL) qui montrent, à la plaque, quatre chromosomes sur le point de se diviser.

Il découle donc des observations ci-dessus :

- 1° Qu'aucun acte sexuel n'a lieu au début du périthèce.
- 2° Qu'il n'existe, dans l'espèce considérée, qu'une seule caryogamie.
- 3° Que le nombre des chromosomes est constamment de quatre au cours des trois mitoses dans l'asque.

IX. — *Phyllactinia corylea* (Pers.) Karst.

Habitat. — Cette espèce a été récoltée sur Frêne, en septembre 1931 et 1932, partie à Verrières-le-Buisson, près Paris, partie à Saint-Seurin-de-Cadourne (Gironde).

Le comportement réciproque du parasite et de l'hôte. — Contrairement à ce qui a lieu pour les Erysiphées en général, *P. corylea* ne demeure pas un parasite purement superficiel. Développé à la face inférieure des feuilles hospitalières, l'appareil végétatif pénètre dans le mésophylle en profitant des orifices naturels que sont les ostioles. La chambre sous-stomatique est rapidement envahie ; le

parasite y forme, parfois, de petites pelotes mycéliennes qui envoient des hyphes dans le tissu lacuneux et même palissadique (Fig. 25, *bis* et 26), ou bien il s'y renfle en



FIG. 25 *bis*. — *Phyllactinia corylea*. Tissu lacuneux envahi ; les membranes cellulaires sont détruites (G. 2.100) (Fixateur Bouin).



FIG. 26. — *Phyllactinia corylea*. Cellules palissadiques envahies par le parasite (G. 750) (Fixateur Bouin).

vésicule (Fig. 27). Les suçoirs pénètrent, par perforation des membranes cellulaires, à l'intérieur des cellules du tissu lacuneux ; ils repoussent progressivement les plastes



FIG. 27. — *Phyllactinia corylea*. Pénétration du filament dans une chambre sous-stomatique (G. 2.100) (Fixateur Bouin).

(Fig. 28) contre les parois et finissent par occuper toute la cavité cellulaire. Le mycélium pénètre plus rarement dans les éléments épidermiques (Fig. 29).

Dans les coupes, le suçoir tranche par son cytoplasme

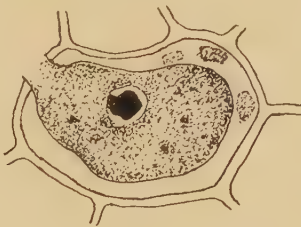


FIG. 28. — *Phyllactinia corylea*. Suçoir logé dans une cellule du tissu lacuneux (G. 1.500) (Fixateur Bouin).

très chromatique, très dense, finement granuleux ; le noyau, dont le volume est en rapport avec celui du suçoir, a sa constitution habituelle : membrane, caryolymphes et gros nucléole (Fig. 28).

Dans le tissu en palissade, les filaments cheminent fréquemment entre les parois de deux cellules contiguës,

mais on les voit aussi pénétrer à l'intérieur de celles-ci ou même les traverser de part en part.

Un effet tangible de l'action parasitaire est l'hypertrophie des éléments cellulaires ; c'est ainsi que les cellules palissadiques envahies voient leur largeur, qui est, en moyenne, de $5-5,2\ \mu$, s'élever à $7-8\ \mu$. Il semble que l'hypertrophie soit réciproque, car nous constatons que les filaments endophytiques ont un calibre supérieur d'environ



FIG. 29. — *Phyllactinia corylea*. Filament mycélien à l'intérieur d'un élément épidermique (G. 2.100) (Fixateur Duboscq-Brasil).

$1,5\ \mu$ à celui des filaments superficiels. Mais il n'y a pas hyperplasie, autrement dit, multiplication pathologique des cellules.

Dans les régions anciennement attaquées, le contenu des éléments cellulaires de l'hôte a disparu et les membranes sont détruites sur des étendues plus ou moins grandes (Fig. 25 bis) ; dans ces régions du mésophylle épuisées, le mycélium périt faute de nourriture ; le contenu de ses cellules perd sa structure normale et se réduit à un coagulum très chromophile.

Le mycélium externe est peu développé du fait de l'extension considérable de la partie endophytique. L'espèce a été récoltée dans des régions extrêmement sèches du Turkestan et de la Perse ; on a suggéré que c'est, peut-être, pour se protéger contre des influences climatiques défavorables que le parasite s'est, en quelque sorte, réfugié à l'intérieur de la plante hospitalière ; il représenterait donc, à ce point de vue, un type xérophyte.

Les hyphes superficiels sont constitués par des cellules à protoplasme peu abondant, surtout pariétal, le reste de la cavité étant occupé par le vacuome. Le noyau de chaque élément a de 1,5 à 1,8 μ de diamètre, sans caractères particuliers à signaler.

Le développement du périthèce. — Le processus est calqué sur celui que nous avons déjà rencontré chez les Erysiphées précédentes. Nous nous trouvons, tout d'abord, en présence d'une anthéridie et d'un ascogone bien différenciés dont il est facile d'observer la structure, ces premiers stades étant assez fréquents dans les coupes.

L'espèce a fait l'objet d'un important travail de HARPER [108]. L'auteur a représenté (Fig. 9, Pl. I de son travail) le stade de la fécondation. Les deux organes sont en contact étroit, la cloison commune est perforée, le noyau anthéridien est passé dans l'oogone où il est sur le point de s'unir à son partenaire.

Quel qu'ait été le soin que nous ayons apporté à l'observation de ces stades initiaux, nous ne sommes pas parvenu à voir les faits avancés par HARPER. Par nos Figures 14, 15, 16, 18, Planche XL et 1 Planche XLI, qui montrent des états initiaux successifs, il est aisé de se rendre compte que le noyau, prétendu mâle, n'abandonne, à aucun moment, l'organe anthéridien et qu'il ne s'établit aucun pore de conjugaison dans les membranes en contact. KHARBUSH et M^{lle} EFTIMIU [64] ont fait pour *P. corylea* et d'autres Erysiphées des constatations conformes aux nôtres. Dans ces conditions, il serait bien étrange que l'un ou l'autre de nous, ne fût pas parvenu à retrouver, ne serait-ce qu'une fois, les aspects décrits et figurés par HARPER. Il y a des cas susceptibles de donner lieu à des interprétations erronées ; c'est lorsque, par exemple, les organes examinés sont vus, dans une coupe, en position superposée ; la membrane mitoyenne est alors vue de face et il devient difficile de lire exactement sa structure. Mais

en faisant varier, comme il convient, la vis micrométrique, on se rend compte, cependant, qu'il s'agit bien de deux cellules situées, comme leur noyau, dans deux plans horizontaux différents ; il devient, dès lors, évident que l'un des deux noyaux appartient bien à l'une des cellules et le second, situé plus haut ou plus bas, à l'autre cellule. Du reste, la difficulté se trouve levée par l'observation, en coupe optique, du même dispositif morphologique.

HARPER a fait remarquer que chez les Erysiphées, la fécondation se produisait de très bonne heure et, de fait, sa figure 9 Planche I, représentant le stade qui suit la migration du noyau anthéridien, montre, en outre, trois cellules de la première assise du péridium ; donc la toute première ébauche de ce dernier. Or, à des états beaucoup plus avancés (Fig. 18, Pl. XL et 1 Planche XLI), où la première assise des éléments recouvrants est complète et se double même d'une seconde assise, on peut voir encore, dans la cavité périthéciale, outre l'ascogone, une anthéridie avec son noyau *in situ*. Ces faits nous amènent à conclure qu'il n'existe pas de fusion nucléaire à l'origine du périthèce. Dans le cas du *P. corylea*, comme dans celui du *S. Castagnei*, quoique observateur de talent, HARPER s'est laissé tromper par certaines apparences.

L'anthéridie et son contenu régressent plus ou moins tôt. Par contre, l'oogone poursuit sa destinée dont les stades sont les mêmes que ceux déjà décrits pour les espèces précédemment étudiées. Nous rencontrons successivement un ascogone plurinucléé (Fig. 17, Pl. XL), puis morcelé (Fig. 2, Pl. XLI) en quelques éléments dont l'un, binucléé, ne tarde pas à donner naissance par bourgeonnement aux hyphes ascogènes (Fig. 3, Pl. XLI). Viennent ensuite les diplogamètes (Fig. 4 et 5, Pl. XLI), ou cellules-mères des asques, dans lesquels s'effectue la caryogamie dont deux stades sont représentés par nos Figures 6 et 7, Planche XLI. A ce moment, l'enveloppe du conceptacle comprend 5 ou 6 couches recouvrantes.

Dans le noyau de fusion, les nucléoles peuvent demeurer un moment en présence avant de s'unir (Fig. 7, Pl. XLI).

Les cinèses dans l'asque. — La prophase de la première mitose se déroule selon le schéma qui caractérise l'hétérotypie. Dans les remaniements successifs du matériel chromatique, nous avons reconnu les stades *zygotène* (Fig. 8, Pl. XLI) et *diacinétique* (Fig. 9, Pl. XLI) et aussi le *synizesis* (Fig. 10, Pl. XLI) qui prend ici une disposition constante : de la masse chromatique, rejetée à la périphérie, se détachent des filaments épais qui vont s'épanouissant vers la partie centrale du noyau. La membrane nucléaire, que nous avons vue disparaître plus ou moins tôt dans certaines espèces déjà étudiées, persiste ici jusqu'à la fin de la prophase (Fig. 9, Pl. XLI) marquée par la *diacinese*.

A la métaphase, quatre gemini sont réunis en une plaque équatoriale. La Figure 1, Planche XLII, représente une anaphase au début ; quatre chromosomes se dirigent vers un pôle et les quatre autres vers le pôle opposé. De l'un des pôles, se détachent des lignes astériennes très nettes. Un fait doit être noté ici. Si la membrane nucléaire persiste jusqu'à la fin de la prophase, enfermant le nucléole dans la cavité nucléaire ; à la métaphase, l'enveloppe du noyau n'est plus visible et le nucléole a disparu sans que nous puissions dire comment. Tout le système cinétique se trouve bien plongé dans la caryolymphé, mais celle-ci passe rapidement au cytoplasme sans que l'on puisse établir de limite entre les deux.

La Figure 2, Planche XLII montre un des fuseaux de la seconde mitose, l'autre ne se trouvant pas dans le même plan ; la plaque est encore constituée par quatre chromosomes. La troisième mitose (Fig. 3, Pl. XLII) est encore caractérisée par des métaphases à quatre chromosomes. A noter encore, dans ces figures, l'absence du nucléole et de la membrane nucléaire.

En résumé, nous observons chez *P. corylea* :

1^o Une anthéridie et un ascogone non fonctionnels. Ces stades initiaux ne sont pas rares dans les coupes.

2^o Des mitoses réductionnelles avec un nombre de chromosomes qui est de quatre pour chacune d'elles.

Ces résultats sont conformes à ceux obtenus par KHARBUSH et M^{lle} EFTIMIU [64] et se trouvent en désaccord avec ceux de HARPER qui affirme que les organes prétendus sexuels sont réellement fonctionnels et que le nombre des chromosomes est de huit à chacune des trois cinèses dans l'asque (voir les Fig. 54, Pl. V, et 66 et 68, Pl. VI du travail de cet auteur).

X. — *Uncinula Aceris* (D. C.) Sacc.

Habitat. — Cet Oïdium attaque la face inférieure des feuilles des *Acer* sur lesquelles il forme un revêtement aranéeux peu abondant. La forme parfaite de fructification se montre assez tardivement par rapport à celle des autres Erysiphées. Nous l'avons récoltée dans la première quinzaine d'octobre, en 1931 et 1932, à Verrières-le-Buisson près de Paris.

Le développement de son périthèce a été étudié, assez récemment, par KHARBUSH et M^{lle} EFTIMIU [64] qui ont conclu à l'absence de fécondation à la base de cet organe et à l'existence de quatre chromosomes dans les divisions tant réductrices que somatiques.

Le mode de formation des ascospores. — A ces données, nous nous contenterons d'ajouter nos observations sur le mode de formation des ascospores. Le processus est d'une grande évidence dans ce matériel et peut y être suivi, pour ainsi dire, pas à pas. Il est, du reste, d'une remarquable uniformité dans les objets où nous avons pu l'observer ;

on peut s'en rendre compte en comparant les Figures de la Planche XLII avec celles de la Planche XXX qui se rapportent à *G. succosa*.

Le processus débute toujours par un éloignement du centrosome, lequel entraîne, dans son déplacement, le



FIG. 30. — *Uncinula Aceris*. L'ergastome dans une cellule de filament mycélien (G. 2.100) (Fixateur Flemming).

point par lequel il se trouve en contact avec la membrane nucléaire ; en même temps, se produit une inflexion des rayons astériens vers le noyau dont une portion de surface, en forme de calotte sphérique, se trouve ainsi recouverte par ces rayons. On a comparé le mouvement qu'exécutent



FIG. 31. — *Uncinula Aceris*. L'ergastome dans un haustorium (Fixateur Flemming) (G. 2.100).

ces derniers à celui des baleines d'un parapluie que l'on est en train de fermer ; c'est, en effet, ce qui se passe, comme le montrent bien le noyau supérieur de la Figure 5, Planche XLII et celui de la Figure 4 même planche.

Puis, le noyau augmente de volume par accroissement de la quantité de caryolympe. Un peu plus tard, le centrosome et l'aster infléchi se montrent un peu éloignés du noyau (Fig. 6 à gauche et Fig. 5 à droite, Pl. XLII), tandis

que des sections apparaissent dans le cytoplasme, à partir du centrosome et en suivant le bord convexe des calottes astériennes. Le bec, de l'extrémité duquel le centrosome a fini par se détacher, persiste plus ou moins longtemps à la surface du noyau.

Les membranes des futures spores s'édifient suivant les lignes de division. Le protoplasme compris en deçà de ces dernières constitue le protoplasme sporogène, celui abandonné en dehors d'elles, représente l'épiplasme (Fig. 5 et 6, Pl. XLII). La Figure 7, Pl. XLII montre des spores complètement formées; les surfaces en contact sont encore légèrement comprimées.

DEUXIÈME PARTIE

SYNTHÈSE DES FAITS

« Nos sens n'aperçoivent rien d'extrême...
Nous sommes sur un milieu vaste, toujours
incertains et flottants entre l'ignorance et la
connaissance ; et si nous pensons aller plus
avant, notre objet branle et échappe à nos
prises ; il se dérobe et fuit d'une fuite éter-
nelle ; rien ne le peut arrêter. »

PASCAL, *Pensées*.

Quels qu'aient été nos efforts, il est des questions que nous nous étions posées avant d'entreprendre nos recherches et, ensuite, au cours de celles-ci, qui sont demeurées sans réponse. Nous allons en donner immédiatement un exemple.

Le dicaryophyte. — Malgré le nombre considérable de coupes examinées, nous n'avons pu nous rendre compte de la façon dont prend naissance le tronçon binucléé, tant dans *G. succosa*, où il était connu depuis longtemps [120], que dans *A. Aurelia* et *P. Medicaginis* où les recherches qui précèdent nous l'ont révélé.

Dans la 1^e et la 3^e de ces espèces, nous soupçonnons un dicaryophyte très court, de quelques articles seulement, donc d'origine proche du stade où il prend fin par le fait de la caryogamie dangeardienne. Or, le pseudotissu sous-hyménial, formant le fond des cupules, dégénère très rapidement ; le contenu de ses éléments, quand il existe, est réduit à des résidus cytoplasmiques encombrés de granules

de toutes dimensions, très chromophiles, au milieu desquels les noyaux cessent, très vite, d'être discernables. La structure cytologique ne peut être lue avec certitude que dans la région immédiatement sous-jacente à l'hyménium, c'est-à-dire à un niveau supérieur à celui où se constitue vraisemblablement le dicaryophyte.

Les travaux de BLACKMAN [17] et de CHRISTMAN [31] vérifiés par la suite, ont montré comment ce dernier prend naissance chez les Basidiomycètes; ceux de M. et de Mme MOREAU, [130] sur les Lichens du type *Collema* laissent entrevoir un processus identique chez les Ascomycètes.

Dans nos matériaux, nous n'avons rien vu qui fût susceptible de rappeler les aspects décrits par les précédents auteurs. Le seul fait certain, c'est qu'il existe dans *Arachnopeziza Aurelia* et *Pseudopeziza Medicaginis*, un dicaryophyte. Ces deux cas venant s'ajouter à ceux déjà connus, rendent plus évidente l'homologie existant entre les deux groupes des Champignons supérieurs.

Une fois le dicaryophyte déclanché, l'hyphe ascogène se développe suivant le processus que nous décrivons page 402 et qui est comparable à celui qui préside à la constitution du mycélium secondaire des Basidiomycètes.

Le « crochet ascogène ». — Dans un travail récent, MARTENS [125] a donné de la nécessité de la formation de ce curieux dispositif qu'est le crochet ou, autrement dit, la crosse ascogène, une explication que les faits que nous avons observés nous autorisent à adopter.

Nous avons étudié, en effet, une espèce, *G. succosa*, dans laquelle le tronçon à dicaryons est dépourvu d'anses d'anastomose; l'asque s'y forme aux dépens de l'article terminal de l'hyphe et, parfois aussi, aux dépens de l'article immédiatement inférieur (Fig. 2, 3, 4, Pl. XXIX), mais sans que le crochet ait à intervenir, alors que, très souvent, — c'est le cas pour *A. Aurelia* — l'asque s'édifie sur ce dernier.

Pour MARTENS, la formation du crochet tient à deux causes : 1^o la position superposée des deux noyaux apicaux au moment de leur mitose simultanée, et 2^o la croissance unilatérale de la membrane de l'avant-dernière cellule binucléée. Or, la position superposée des noyaux apicaux vient de ce que ces derniers ont un diamètre tel, par rapport à la largeur de l'hyphe ascogène, qu'ils doivent nécessairement se placer l'un au-dessous de l'autre (voir, par exemple, la Fig. 3, Pl. XXXI). Au contraire, dans les articles à large calibre, — cas de *G. succosa* — les noyaux peuvent se placer au même niveau (Fig. 2, Pl. XXIX). Dans ce dernier cas, la mitose conjugulée s'effectuera comme chez les Urédinées et, comme dans ces dernières, les deux noyaux-fils supérieurs d'une part, et les deux noyaux-fils inférieurs d'autre part, seront sexuellement différenciés. Une cloison transversale, formée ensuite à un niveau intermédiaire, isolera chacun de ces couples nucléaires, et l'article supérieur pourra évoluer directement en asque. L'article sous-jacent étant, lui aussi, dans les conditions sexuelles requises, pourra se transformer en asque, mais il devra vaincre l'obstacle que constitue, pour son développement, l'article qui le surmonte ; il va donc croître latéralement. MARTENS observe que lorsque l'accroissement intéresse toute la surface unilatérale, l'article placé au-dessus sera forcément dévié, d'où courbure en crosse ; si l'accroissement ne vise qu'une portion restreinte de cette même surface, il n'y aura pas recourbement. C'est précisément cette dernière circonstance qui se trouve réalisée dans nos Figures 3 et 4, Planche XXIX, Fig. 8 et 9 Pl. XXXI, Fig. 14 et 15 Pl. XXXIV, l'explication est donc justifiée.

Dans la première circonstance, entraînant la courbure, les choses se passent comme pour les tiges que l'on soumet à l'action unilatérale de la lumière, pour mettre en évidence le phototropisme. La tige se courbe vers les rayons lumineux, par suite de la croissance plus rapide de la partie latérale opposée à celle qui reçoit directement la radiation.

Supposons les deux noyaux apicaux en position superposée. La mitose conjugquée donne quatre noyaux-fils placés les uns au-dessous des autres. Les deux noyaux supérieurs, issus du même noyau, sont d'un signe sexuel, et les deux noyaux inférieurs, nés de l'autre noyau, sont du signe opposé. Après le double cloisonnement, la seconde cellule, qui est binucléée, sera le siège d'une caryogamie puisque les deux noyaux qu'elle renferme sont de sexes contraires ; elle pourra donc s'allonger en asque. Mais, comme l'observe toujours MARTENS, elle ne pourra effectuer cette transformation suivant l'axe même de l'hyphe, car elle en sera empêchée par la cellule terminale. Elle va donc atteindre son but par le moyen de l'accroissement latéral. Ce procédé ingénieux n'a rien qui puisse surprendre pour peu que l'on songe à ceux, si variés, qu'emploie, par exemple, l'embryon animal pour assurer les premiers stades de son développement, malgré l'obstacle qu'est pour lui, dans de très nombreux cas, le vitellus nutritif.

L'article binucléé s'accroîtra donc unilatéralement ; nous retomberons alors dans l'une des deux circonstances envisagées plus haut, et qui aura pour effet d'entraîner ou non le recourbement de l'hyphe.

Mais il arrive souvent que la formation du crochet ait lieu avant que se déclanche l'accroissement unilatéral qui en est justement la cause (Fig. 5, Pl. XXXI, Fig. 6, 7 et 8, Pl. XXXIV). Un tel fait ne doit pas non plus nous surprendre. Il est à rapprocher des phénomènes dits d'« accélération embryogénique », selon lesquels des organes apparaissent dans l'ontogénie plus tôt qu'ils ne devraient le faire, d'après leur apparition tardive dans l'évolution phylogénique.

Le passage du crochet à l'anse anastomotique. — Nous trouvons dans MARTENS encore [125], une explication des plus rationnelles de cette transformation. La courbure de la partie terminale du filament ascogène amène, en effet,

au contact, ou peu s'en faut, la cellule du bout du crochet et la cellule antépénultième.

Dans certains types, notamment *A. Aurelia*, la cellule ultime a des caractères remarquables que nous avons eu soin de noter et qui, incontestablement, témoignent d'une très grande vitalité).

Si l'on tient compte de ce que son noyau et celui de la cellule antépénultième sont sexuellement différenciés, on ne sera pas surpris de ce que quelque tactisme, de nature inconnue, amène ces deux cellules à communiquer et que le crochet devienne ainsi boucle d'anastomose. Notons, du reste, qu'en réalité, le passage de l'un à l'autre ne se fait pas dans tous les cas.

La multiplication des asques dans les cupules hyménophores. — En outre des asques résultant de la transformation de l'article terminal (*G. succosa*) de l'hyphe ou de l'avant-dernière cellule du crochet (*A. Aurelia*, *L. stercorea*, *P. confluens*, *P. Medicaginis* etc.), il peut s'en former secondairement aux dépens de l'article immédiatement sous-jacent à l'asque terminal, ou même aux dépens d'articles plus inférieurs. Le premier cas est réalisé, par exemple, chez *G. succosa* (Fig. 4, Pl. XXIX) et les deux cas se présentent dans *A. Aurelia* (Fig. 9 et 10, Pl. XXXI). Ces types doivent donc être ajoutés à ceux, notamment *P. confluens*, genre *Helvella*, où de semblables faits ont été déjà signalés.

Il est évident qu'un tel phénomène ne peut se produire que si, au fur et à mesure que l'hyphe s'accroît dans la cupule, le noyau de la cellule de la pointe du crochet peut, à chaque recourbement, passer dans l'antépénultième cellule ou réciproquement, grâce à la transformation du crochet en un pont d'anastomose. Cette dernière cellule renfermant, dès lors, deux noyaux de signes contraires sexuellement parlant, remplira les conditions requises pour pouvoir évoluer en un asque.

Il sera intéressant de savoir, un jour, lorsque les recherches cytologiques ultérieures auront permis de connaître la structure d'un nombre de types d'Ascomycètes beaucoup plus considérable que celui actuellement connu, de savoir, disons-nous, si cette multiplication des asques par les processus que nous venons d'indiquer, constitue un fait très général chez les Discomycètes. Si c'est l'affirmative qui est appelée à prévaloir, comme nous le pensons d'ailleurs, il deviendra, dès lors, très plausible d'admettre que les cupules fructifères étaient primitivement des conceptacles clos, lesquels se sont ensuite ouverts et étalés en disques, sous la poussée exercée de dedans en dehors par les asques dont le nombre allait grandissant.

L'hypothèse peut être encore admise pour les raisons suivantes. Chez les Erysiphées, dont la cytologie commence à être bien connue, le conceptacle demeure constamment fermé, et les spores internes ne sont libérées que par désorganisation des parois des périthèces. Or, nous ne retrouvons pas chez ces dernières, les tronçons binucléés observés dans les Pézizacées ; le nombre des asques y est donc nécessairement restreint, et la poussée exercée par ceux-ci de dedans en dehors, n'est pas suffisante pour permettre au périthèce de s'ouvrir.

L'évolution nucléaire dans les Ascomycètes. — Cette question est celle qui a dominé toutes nos recherches, car son importance est capitale ; nous l'avons abordée dans un très grand esprit d'objectivité et sans préjugé.

Sur les dix espèces faisant l'objet de notre travail, neuf ont été étudiées à ce point de vue, dont quatre, *Arachnopeziza Aurelia*, *Pseudopeziza Medicaginis*, *Microsphaera quercina* et *Uncinula clandestina*, n'avaient été jusqu'ici — à notre connaissance, du moins, — l'objet d'aucune recherche cytologique. Or, pour les espèces ci-dessus, comme pour les autres, nous sommes arrivé à la certitude qu'il n'existe, dans leur cycle évolutif, qu'une seule fusion

nucléaire, celle qui se produit dans la cellule-mère de l'asque.

Ce résultat, nous l'avons obtenu, non seulement par l'étude des stades initiaux du développement du périthèce, mais aussi par celle des mitoses dont l'asque est le siège.

La présence d'organes sexuels différenciés à l'origine du périthèce est, comme l'on sait, inconstante. Pour notre part, nous ne sommes pas arrivé à déceler ceux-ci dans *G. succosa*, *A. Aurelia*, *P. Medicaginis*. Ils existent dans les autres espèces, en particulier dans *M. quercina* et *U. clandestina* dont on ne s'était pas occupé jusqu'ici. Si ces organes sont bien différenciés chez les Erysiphées, où leur morphologie est d'une grande uniformité, et chez *P. confluens* ; par contre, dans *Lachnea stercorea*, ils sont en voie de régression manifeste. Le trichogyne, en effet, est un tube divisé en plusieurs compartiments grâce à une série de quelques cloisons transversales. La présence de ces dernières rend impossible toute communication entre l'ascogone et l'anthéridie. Si l'on peut ainsi parler, ce trichogyne, de la façon dont il est constitué, est un non-sens au point de vue fonctionnel. Cela est d'autant plus vrai que l'anthéridie que l'on devrait rencontrer normalement à proximité, fait parfois défaut ; l'extrémité distale du trichogyne se perd alors dans le massif pseudoparenchymateux.

Dans le *P. confluens*, DANGEARD [52], MOREAU [131], nous-même, avons constaté que la cloison basilaire du trichogyne est déjà intégralement formée *avant* que l'organe se soit mis en rapport avec l'anthéridie.

Cette dégradation progressive allant jusqu'à la disparition complète, a été constatée dans une foule de types. Nous ne pouvons les citer tous [30] [78] [100]. Ces faits étaient connus au temps de DE BARY [12].

Dans les Erysiphées, les observations présentent plus de netteté du fait de l'état uninucléé des éléments de l'ascogone et de l'anthéridie. Or, dans les espèces examinées;

nous avons toujours constaté que le noyau anthéridien demeure dans l'organe mâle où il dégénère *in situ*.

A cette première preuve de la non-fécondation à la base du périthèce, s'ajoute celle que nous avons tirée de l'étude des divisions méiotiques. Dans les huit types chez lesquels nous avons suivi ces mitoses, sauf *G. succosa* dont il sera question un peu plus loin, nous avons pu nous rendre compte que la réduction numérique des chromosomes s'effectue dès l'anaphase de la première cinèse, par dissociation des couples diacinétiques ; le nombre des chromosomes demeurant constant au cours des trois divisions dans l'asque.

Pour *G. succosa*, il se passe ceci. Les *gemi*ni se séparent au début de l'anaphase ; puis, au cours de cette dernière, pendant l'acheminement vers chacun des pôles, les chromosomes éprouvent un second partage, ce qui est un caractère net d'hétérotypie. C'est pourquoi nous observons, au début de l'anaphase, quatre chromosomes de part et d'autre du plan équatorial du fuseau (Fig. 14, Pl. XXIX), et à la fin de celle-ci, non plus quatre, mais huit éléments chromosomiques (Fig. 15, 16, 17, Pl. XXIX). La seconde mitose (homotypique) a pour résultat de répartir les 16 chromosomes polaires précédents entre les quatre noyaux, de sorte que chacun de ceux-ci reçoit quatre chromosomes. A l'anaphase de la troisième division (typique), ces quatre chromosomes se divisent comme dans toute caryocinèse normale, et chacun des huit noyaux définitifs de l'asque, reçoit quatre éléments chromosomiques.

En définitive, nous sommes arrivé à nous convaincre, par un ensemble de résultats concordants, que la fusion nucléaire découverte, en 1894, par DANGEARD, dans la cellule-mère de l'asque, est la seule qui se produise dans la vie de l'Ascomycète. Nous ne saurions donc accepter les vues de HARPER et de son école, et nous nions l'existence dans l'asque d'une seconde réduction, par le processus

simplifié de la *brachyméiose*, imposée par la théorie harpérienne.

Le nombre haploïde des chromosomes chez les Ascomycètes.

— Dans les espèces que nous avons examinées, nous n'avons pas trouvé que ce nombre fût jamais supérieur à cinq, et encore dans des cas douteux; dans les autres, c'est le nombre quatre qui a prévalu. Nos observations sont trop limitées pour que nous tentions des généralisations qui pourraient s'attirer le reproche d'être prématurées. Néanmoins, nous pensons que les nombres élevés que l'on a parfois cités, sont exagérés. Prenons, pour fixer les idées, le cas du *Pyronema confluens*.

Quand nous nous sommes trouvé en face des aspects représentés par nos Figures 6 et 7, Planche XXXV, lesquels sont ceux correspondant à deux prophases de la première mitose réductionnelle, nous nous sommes dit que, dans cette espèce, le nombre haploïde devait être de six ou sept. Mais, en observant ensuite un certain nombre de fois le même stade prophasique, nous avons dû nous rendre compte que le nombre des corpuscules chromatiques répartis sur le fuseau, à ce moment, n'était *pas* constant. Il nous arrivait d'en compter parfois dix, et, d'autres fois, douze ou quatorze, en définitive un nombre variable. Dans certains cas, nous observions quelques granules colorés dans la cavité nucléaire, sans relation avec le fuseau ou le nucléole (Fig. 7, Pl. XXXV). A la métaphase, alors que les chromosomes authentiques se trouvaient réunis en une plaque équatoriale où leur nombre était toujours *constant*, parfois, nous rencontrions sur le fuseau (Fig. 18, 19, 21, Pl. XXXIV) quelques petits granules colorés. Nous sommes tout d'abord demeuré perplexe. Mais, en multipliant les observations, nous avons fini par nous convaincre que ces corps ne sont pas de vrais chromosomes. Ils sont, en effet, plus petits et de chromaticité moindre que celle de ces derniers; il peut en exister sur le fuseau et, en même temps, loin de

celui-ci, dans la cavité nucléaire (Fig. 19, 21, Pl. XXXIV), et cela se produit, dans bien des cas, au moment où la plaque, parfaitement constituée, réunit les chromosomes proprement dits. Du reste, en poursuivant les recherches, nous avons réussi à mettre en évidence des stades de métaphase, où le fuseau ne portait exclusivement que des chromosomes (Fig. 20, Pl. XXXIV), et c'est ainsi que nous avons pu acquérir la certitude que, dans cette espèce, le nombre haploïde est bien de quatre.

Le fait d'un double partage des éléments chromosomiques au cours de l'anaphase hétérotypique, comme chez *G. succosa*, est susceptible de conduire à une estimation du nombre haploïde double de ce qu'il est en réalité.

Avec beaucoup de persévérance, on arrive à rencontrer, malgré leur rareté, des divisions somatiques dont l'étude permet de confirmer, quant au nombre haploïde, les renseignements fournis par les cinèses réductionnelles (Fig. 19, Pl. XXXIII, Fig. 17, Pl. XXXVIII, Fig. 13, Pl. XL). Dans ces divisions somatiques, c'est le nombre quatre que nous avons observé.

En insistant sur ces détails, dont on ne saurait méconnaître l'importance, nous n'avons d'autre but que de montrer des sources d'erreur possibles.

Le cycle évolutif chez les Ascomycètes et la parenté des noyaux sexuels. — D'après ce qui précède, nous voyons clairement comment s'établit ce cycle. La caryogamie dans la cellule-mère de l'asque, donne naissance à un tronçon à $2n$ chromosomes qui prend fin à la division méiotique ; celle-ci peut être la première se produisant dans l'asque, c'est le cas pour sept de nos espèces, ou bien la seconde, c'est le cas pour *G. succosa* dans lequel le phénomène méiotique, commencé à la première division, ne s'achève qu'à l'anaphase de la seconde. Le tronçon à $2n$ chromosomes, ou sporophyte, est donc très court. Puis, vient le tronçon à n chromosomes, beaucoup plus développé, qui s'étend de la

méiose à la caryogamie de la base de l'asque d'où nous sommes parti.

Mais, dans des espèces au nombre desquelles il y a lieu d'ajouter, à la suite de nos recherches, *A. Aurelia* et *P. Medicaginis*, se greffe, à un niveau variable, sur le tronçon à n chromosomes, ou gamétophyte, un dicaryophyte homologue de celui qui existe chez les Basidiomycètes. Cet état binucléé doit être fréquent chez les Discomycètes ; les travaux futurs le diront.

En tenant compte : 1^o des faits bien établis d'hétérothallisme, dont nous avons déjà parlé dans l'historique, 2^o de l'existence, dans certains types, d'un dicaryophyte plus ou moins développé, 3^o des cas, enfin, où les noyaux qui copulent proviennent de deux articles consécutifs d'un même filament, comme chez *Dipodascus albidus*, *Eremascus albus*, si bien étudiés par DANGEARD [52], on voit que la parenté de ces derniers peut être des plus éloignées ou des plus proches, avec tous échelons possibles entre les extrêmes.

Or, ces faits se rencontrent ailleurs que dans les Ascomycètes. Chez les Zygnémacées, par exemple, où la fécondation a été très bien étudiée, on a constaté que le canal de conjugaison pouvait s'établir entre cellules appartenant à deux filaments ou entre cellules contiguës d'un même filament. Chez les Urédinées, les noyaux qui s'unissent dans les téléutospores, résultent d'une série de mitoses conjuguées dont l'origine se trouve dans l'œcidium où s'est formé le premier dicaryon, par le processus qu'ont mis en évidence BLACKMAN [17] et CHRISTMANN [31]. Cela pour les Urédinées à cycle complet, chez lesquelles la diplophase est longue.

Par contre, dans *Puccinia Malvacearum*, qui ne possède que la forme téléutosporee, la diplophase n'est représentée que par un très court tronçon dont l'origine est très voisine de la téléutospore. Ainsi donc, on rencontre, dans des groupes très différents, des noyaux sexuels dont le degré de parenté peut être des plus variables.

La question de savoir si la plasmogamie qui prend naissance au moment où se constitue le premier dicaryon, doit être considérée comme une fécondation, ne peut être passée sous silence.

MAIRE [119], M^{lle} BENSAUDE [13], ont répondu affirmativement. On ne peut cependant oublier le rôle essentiel que joue le noyau dans les phénomènes généraux de la sexualité. Quand on considère le soin avec lequel la Nature répartit également, au cours des mitoses, la substance chromatique entre les noyaux-fils; quand on suit cette substance à travers le mécanisme compliqué de l'acte de la fécondation, on ne peut lui refuser la prépondérance parmi les facteurs de cette dernière.

Le dicaryophyte et la plasmogamie qui se trouve à son origine, sont inconnus chez les Erysiphées. HARPER [108] y a cherché en vain le tronçon binucléé, M^{lle} EFTIMIU et KHARBUSH [64] n'en parlent pas dans leur travail, nous-même ne l'avons pas observé dans nos matériaux. Faudra-t-il, en l'absence du dicaryophyte et de la plasmogamie — étant entendu, d'un autre côté, qu'il n'existe aucune fécondation à la base du périthèce — refuser la sexualité à cette famille d'Ascomycètes ?

Si la caryogamie n'intervenait pas, à un moment donné, chez les types où existe un dicaryophyte, celui-ci pourrait se prolonger indéfiniment, sans que l'être qui le porte engendrât jamais de descendants. La plasmogamie ne remplirait donc pas le but qui est, en définitive, la raison d'être de toute fécondation.

La découverte féconde de PRINGSHEIM [136], celles qui ont suivi sur la sexualité dans les différents groupes : Algues brunes, Floridiées, Champignons inférieurs, Phanérogames, ne permettent pas de concevoir la fécondation non accompagnée par la caryogamie. Retrancher l'une de l'autre, est pure abstraction.

Pour toutes ces raisons, nous refusons à la plasmogamie les attributs de la fécondation pour les attacher à la

caryogamie s'accomplissant dans la cellule-mère de l'asque. DANGEARD [44], en découvrant celle-ci, lui reconnut, tout de suite, les prérogatives de la sexualité. C'est cette manière de voir que nous partageons parce qu'elle est logique, consacrée par les faits, parce qu'enfin, nous ne voyons, dans les travaux qui ont suivi, rien qui puisse nous autoriser à l'abandonner.

Remarques d'ordre secondaire. — 1^o Si, d'une façon assez générale, la membrane nucléaire persiste jusqu'à la fin des cinèses chez les Ascomycètes, les exceptions sont très nombreuses. Il en est ainsi, par exemple, pour *A. Aurelia* (Fig. 14, 15, 16, Pl. XXXI), *P. Medicaginis* (Fig. 15, 16, 17, Pl. XXXIII), *M. quercina* (Fig. 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, Pl. XXXVIII). *E. Cichoracearum* (Fig. 4, 12, Pl. XL), *P. corylea* (Fig. 1, 2, 3, Pl. XLII).

2^o Au cours de nos observations des prophases, nous avons constaté qu'au début de son individualisation, le ruban est, en général, uniformément coloré et régulier. Puis, dans bien des matériaux, il devient noduleux en des points, qui semblent quelconques, de son trajet. Ces nodosités correspondent aux premières ébauches des éléments chromosomiques ; elles sont, d'ailleurs, d'une chromatécité beaucoup plus grande que celle des parties déliées lesquelles ne sont, dès lors, formées que de substratum achromatique. L'observation répétée de ces aspects, donne la conviction que la substance chromatique, imprégnant tout d'abord, d'une manière uniforme, le substratum rubané, abandonne ensuite, en coulant sur celui-ci, certaines de ses parties, pour se rassembler en des points autour desquels s'édifient les corps chromosomiques ; voir Figure 7, Planche XXIX, Figure 13, Planche XXXI, Figure 22, Planche XXXIV, Figure 4, Planche XXXVIII.

3^o Nous n'avons pas observé le processus cinétique sur le vivant, mais la régularité avec laquelle nous avons vu les stades se succéder dans nos matériaux, surtout dans les

mitoses hétérotypiques où le processus est si compliqué, nous fait rejeter l'hypothèse d'artefacts consécutifs aux fixations.

Le fait de ces dernières serait le désordre. Or, nous avons été frappé par l'ordre constant selon lequel se déroulent les stades des cinèses. Nous avons évidemment constaté que certains fixateurs provoquent une contraction des objets, très variable selon le matériel (cas du Duboscq-Brasil), tandis que d'autres déterminent, au contraire, des gonflements (cas du Nawaschine); mais ni les uns ni les autres n'altèrent profondément l'architecture cinétique que crée naturellement le phénomène. A ce point de vue, nous sommes de l'avis de MARTENS [124] qui, sur des matériaux plus favorables que ne le sont les Champignons, où les objets sont de très petite taille, a pu faire des études comparatives précises.

CONCLUSION

DANGEARD, qui a beaucoup étudié les Ascomycètes, en particulier certains types archaïques chez lesquels les gamétanges ancestraux sont demeurés fonctionnels, a pu établir sûrement la phylogénèse de ce groupe. Les Ascomycètes descendent directement de l'ordre inférieur des Siphomycètes. Ils forment, avec les Basidiomycètes, deux rameaux qui se sont détachés de ces derniers et ont évolué parallèlement.

Le rameau basidiomycète a dû, selon nous, s'élever le premier; et l'évolution, qui a agi sur lui depuis plus longtemps qu'elle ne l'a fait sur l'autre groupe, a amené la disparition des derniers vestiges des organes auxquels était dévolue la fonction reproductrice ancestrale, et a fait disparaître aussi la richesse morphologique qui caractérise encore le groupe, moins ancien, des Ascomycètes.

On s'est prévalu de ce qu'un certain nombre d'Ascomycètes (Laboulbéniciacées, Ascolichens, Polystigma) possèdent un trichogyne surmontant l'oogone, comme c'est le cas chez les Algues Floridées, pour leur reconnaître une ascendance floridéenne; de sorte que les Ascomycètes auraient une origine polyphylétique, les uns descendant des Siphomycètes, les autres des Floridées.

Le trichogyne des Ascomycètes doit être interprété différemment. Cet organe est, sans doute, dû à des « phénomènes de convergence » comparables à ceux, par exemple, qui ont abouti à un modelage uniforme des deux groupes des Cétacés et des Poissons pourtant si éloignés l'un de l'autre.

Il existe entre les deux ordres d'Eumycètes, des homo-

logies remarquables telles que : dicaryophyte avec anses d'anastomose, caryogamie sexuelle à la base du sporogone ; mais les Basidiomycètes, dégagés plus tôt du tronc commun siphomycète que ne l'ont été les Ascomycètes sont, dans les temps géologiques actuels, un groupe vieilli, en voie de déclin ; la monotonie de la forme chez les Autobasidiomycètes, l'atteste. Telle est notre opinion que nous savons contraire à celle généralement reçue. On admet, en effet, que le crochet ascogène est plus ancien que l'anse du mycélium secondaire des Basidiomycètes et que celle-ci dérive de celui-là. Nous ne voyons pas pourquoi il en serait ainsi. Le crochet et l'anse sont le fait d'un même déterminisme : l'étroitesse des articles mycéliens entraînant nécessairement la position superposée des noyaux apicaux, avec les conséquences qu'entraîne celle-ci. Le crochet passe à l'anse très naturellement pour les raisons qu'a exposées MARTENS et que nous avons faites nôtres. Il est bien probable que dans les temps à venir, par suite de l'adaptation, le crochet ascogène, que nous trouvons encore à cet état, aura évolué et sera devenu une anse. Entre les deux formations, il n'y a pas, d'après nous, filiation, mais parallélisme ; autrement dit, nous ne voyons entre elles que des rapports collatéraux.

Les Ascomycètes, venus plus tard, représentent, à l'heure actuelle, un groupe en plein épanouissement, comme le prouvent la richesse des formes, la multiplicité des espèces, l'adaptation remarquable, chez ces êtres privés du pigment chlorophyllien, à tous les modes de vie qui leur soient possibles : symbiose, saprophytisme, parasitisme. A ce dernier point de vue, ils tiennent la place la plus considérable dans l'ensemble des organismes dont la Pathologie végétale a à s'occuper.

Le chercheur attiré par la Science purement spéculative, ou appliquée, ou les deux à la fois, est sûr de trouver dans l'étude des Ascomycètes, tous les éléments propres à satisfaire sa curiosité.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ALLEN (C. E.). — Chromosome Réduction in *Lilium canadense* (Bot. Gaz., t. 37, p. 464-470, 1904).
2. — Nuclear Division in the Pollen Mother-cells of *Lilium canadense* (Ann. of Bot., t. 19, p. 189-258, pl. VI-IX, 1905).
3. ARNAUD et ARNAUD (Mme G.). — Traité de Pathologie végétale, P. Chevalier, édit. Paris, 1931.
4. ARNAUD (G.) et FOEX (E.). — Sur la forme parfaite de l'Oïdium du Chêne (C. R. Acad. Sciences, t. 154, p. 124, 1912).
5. — Sur l'Oïdium des Chênes (C. R. Acad. Sciences, t. 154, p. 1302, 1912).
6. BACHMANN (Miss F. M. A.). — A new type of Spermogonium and Fertilization in *Collema* (Ann. of Bot., t. 26, p. 747-760, pl. LXIX, 1912).
7. BARY (A. de). — Ueber die Fruchtenwicklung der Ascomyceten. Leipzig, 1863.
8. — Recherches sur le développement de quelques Champignons parasites. (Ann. Sciences nat., Bot., 4^e série, t. 20, p. 1-148, pl. 1-13, 1863).
9. — Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, W. Engelmann. Leipzig, 1866.
10. — De la génération sexuelle dans les Champignons (Ann. Sciences nat., Bot., 5^e série, t. 5, p. 343-367, pl. 12, 1866).
11. — *Eurotium*, *Erysiphe*, *Cicinnobolus*, nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Ascomyceten (Beitr. Morph. und Phys. der Pilze III, p. 1, 1870).
12. — Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig, 1884.
13. BENSAUDE (Mlle M.). — Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. Thèse doc. Sciences nat. Paris, 1918).
14. BERGHS (J.). — La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale (La Cellule, t. 21, p. 383-395, 1904).
15. BESZONOFF (N.). — Quelques nouveaux faits concernant la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Erysiphacées (Bull. Soc. myc. France, t. 30, p. 406-415, pl. XXVII-XXX, 1914).
16. BETTS (E. M.). — Heterothallism in *Ascobolus carbonarius* (Ann. Journ. of Bot., t. 13, p. 427-432, 1926).
17. BLACKMAN (V. H.). — On the Fertilization, Alternation of generations and general Cytology of the Uredineæ (Ann. of Bot., t. 18, p. 323-373, pl. XXI-XXIV, 1904).
18. BLACKMAN (V. H.) and FRASER (H. C. I.). — Fertilization in *Sphaerotheca* (Ann. of Bot., t. 19, p. 567-569, 1905).

19. — On the Sexuality and Development of the Ascocarp in *Humaria granulata* (Proc. Roy. Soc. London, LXXVII, p. 354-368, 1906).
20. BLACKMAN (V.H.) and WELSFORD (E. J.). — The development of the Perithegium of *Polystigma rubrum* (Ann. of Bot., t. 26, p. 761-767, pl. LXX-LXXI, 1912).
21. BLAKESLEE (A. F.). — Sexual reproduction of the Mucorineæ (Proceed. of Americ. Ac. of Arts and Sci., t. 40, 1904).
22. BORNET (E.) et THURET (G.). — Recherches sur la fécondation des Floridées (Ann. Sc. nat. Bot., 5^e série, t. 7, p. 137-166, pl. XI-XIII, 1867).
23. BOUDIER (E.). — Icones Mycologicae. Librairie des Sciences nat. L. Lhomme, 3, rue Corneille. Paris, 1905-1910.
24. — Nouvelle classification naturelle des Discomycètes charnus (Bull. Soc. myc. France, t. 1, p. 91-120, 1885).
25. — Des paraphyses, de leur rôle et de leurs rapports avec les autres éléments de l'hymenium (Bull. Soc. myc. France, t. 6, pl. X-XVI, 1890).
26. BREFELD (O.). — Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze II, (*Penicillium*). Leipzig, 1874.
27. — Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie VIII, Leipzig, 1889.
28. BROWN (W. H.). — The development of the Ascocarp of *Leotia* (Bot. Gaz., t. 50, p. 443-459, 1910).
29. — The development of the Ascocarp of *Lachnea scutellata* (Bot. Gaz., t. 52, p. 275-304, pl. IX, 1911).
30. CARRUTHERS (D.). — Contributions to the Cytology of *Helvella crispa* (Ann. of Bot., t. 25, p. 243-251, pl. XVIII and XIX, 1911).
31. CHRISTMAN (A. H.). — The alternation of generations and morphology of the spore forms in the rusts (Bot. Gaz., t. 44, p. 81-101, pl. VII, 1907).
32. CLAUSSEN (P.). — Über neue Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell., Band XXIV, 1906).
33. — Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens* (Zeitschrift für Botanik, 4, Jahrgang, Heft 1, p. 1-63, 1912).
34. CLÉMENCET (M.). — Contribution à l'étude du développement et de l'anatomie des Ascomycètes hypogés (Le Botaniste, XXIV^e série, p. 1 à 105, 1932).
35. COLSON (Miss B.). — The Cytology and Morphology of *Neurospora tetrasperma* (Ann. of Bot., t. 48, p. 211-234, pl. IV-V, 1934).
36. COMBES (R.). — La Vie de la Cellule végétale. La matière vivante. A. Colin, édit., Paris, 1927.
37. — La Vie de la Cellule végétale. Les enclaves de la matière vivante. A. Colin, édit., Paris, 1929.
38. CORNU (M.). — Monographie des Saprolegniées. Etude physiologique et systématique. Reproduction sexuée (Ann. des Sciences nat., 5^e série, Bot., t. 15, p. 5-198, pl. I-VII, 1872).
39. — Reproduction des Ascomycètes (Ann. des Sciences nat., 6^e série, Bot., t. III, p. 53-112, pl. 9-11, 1876).
40. DANGEARD (P. A.). — Recherches histologiques sur les Champignons (Le Botaniste, série II, p. 109, 1890-1891).

41. DANGEARD (P.-A.) et SAPPIN-TRUFFY. — Une pseudo-fécondation chez les Urédinées (C. R. Acad. Sciences, t. 1, p. 267-269, 1893).
42. DANGEARD (P.-A.). — La reproduction sexuelle chez les Ustilaginées (C. R. Acad. Sciences, t. 2, p. 496-497, 1893).
43. — La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes (C. R. Ac. Sciences, t. 1, p. 1065, 1894).
44. — La reproduction sexuelle des Ascomycètes (Le Botaniste, 4^e série, p. 21-58, 1894).
45. — Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes (Le Botaniste, 4^e série, p. 119-181, 1894-1895).
46. — La reproduction sexuelle dans le *Sphærotheca Castagnei* (Le Botaniste, 5^e série, p. 27-31, 1896-1897).
47. — Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (Le Botaniste, 5^e série, p. 245-284, 1896-1897).
48. — L'influence du mode de nutrition sur l'évolution de la plante (Le Botaniste, 6^e série, p. 1-63, 1899).
49. — Mémoire sur les Chlamydomonadinales et théorie de la sexualité (Le Botaniste, 6^e série, p. 65-292, 1899).
50. — La reproduction sexuelle des Champignons. Etude critique (Le Botaniste, 7^e série, p. 89-130, 1900).
51. — L'évolution de la sexualité générale (La Revue des Idées, n° 37, 1907. Tiré à part).
52. — L'origine du périthèce chez les Ascomycètes (Le Botaniste, 10^e série, p. 1 à 385, pl. I-XCI, 1907).
53. — La reproduction sexuelle envisagée dans sa nature, dans son origine et dans ses conséquences (Le Botaniste, 13^e série, p. 285, 1913-1914).
54. — La métachromatine chez les Algues et les Champignons (Bull. Soc. Bot. France, t. 63, p. 95-100, 1916).
55. — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome (C. R. Ac. Sciences, t. 169, p. 1005, 1919).
56. — Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application à l'étude des Champignons (Le Botaniste, 22^e série, p. 325-469, 1930).
- 56 bis. DANGEARD (P.). — Recherches de Biologie cellulaire. Evolution du système vacuolaire chez les Végétaux (Le Botaniste, série XV, juin 1923).
57. DEX (H.-G.). — L'hétérothallie dans le genre *Penicillium* (Bull. Soc. myc. France, t. 41, p. 375-381, 1925).
58. DODGE (B. O.). — The life history of *Ascobolus magnificus*. Origin of the Ascocarp from two strains (Mycologia, t. XII, p. 115-134, 1920).
59. — Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the Ascomycete *Neurospora* (Journ. of agricultural research, t. 35, p. 289-305, 1927).
60. DOP (P.) et GAUTHÉ (A.). — Manuel de technique botanique, Paris 1928.
61. DUCOMET (V.). — Note sur l'Oidium du Chêne (Ann. de l'Ecole d'Agriculture de Rennes, t. II, 1908).

62. EDGERTON (C. W.). — Plus and minus strains in the genus *Glomerella* (Ann. Journ. of Bot., p. 244-254, t. 1, 1914).
63. EFTIMIU (Mlle P.). — Contribution à l'étude cytologique des Exoascées (Le Botaniste, série 18, p. 1-151, 1927).
64. EFTIMIU (P.) et KHARBUSH (S.). — Le développement des périthèces et le phénomène de la réduction chromatique chez les Erysiphacées (Le Botaniste, 20^e série, p. 157-190).
65. EHRENBERG (G. C.). — Syzygites, eine neue Schimmelgattung nebst Beobachtungen über sichtbare Bewegungen in Schimmeln und Abbildungen (Verhandl. der Gesellsch. Naturf. Freunde, Berlin, t. 1, p. 98-100, 1829).
66. ERRERA (L.). — L'épistasme des Ascomycètes et le glycogène des Végétaux. Thèse d'agrégation. Bruxelles, 1882.
67. FARMER (J. B.) and MOORE (J. E. S.). — New investigations into the reduction phenomena of Animals and Plants (Proc. Roy. Soc., 72, p. 104-108, 1903).
68. — On the meiotic phase (reduction division) in Animals and Plants (Quart. Journ. micr. Science, 48, p. 489-557, 1905).
69. FAULL (J. H.). — Development of the ascus and spore-formation in Ascomycètes (Proceed. Boston Soc. nat. hist., t. XXXII, p. 77-114, 1905).
70. FERRARIS (T.). — Osservazioni sulla morfologia dell' *Oidio delle Quercie* (Ann. mycol., t. VII, p. 62-73, 1909).
71. FISCH (C.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Ascomyceten (Bot. Zeitung, Jahrg. 40, p. 850, 1882).
72. — Ueber die Pilzgattung *Ascomyces* (Bot. Zeitung, t. 43, p. 33-58, 1885).
73. FOEX (E.). — Miscellanees (Ann. Ecole Agric. de Montpellier, t. XI, fasc. IV, 1912).
74. — Les modes d'hibernation des Erysiphacées (Comm. faite au Congrès de Pathol. végét. de Strasbourg le 4 juin 1923. Strasbourg, Imp. alsacienne, 1923).
75. FRANK (B.). — Die Krankheiten der Pflanzen, 1880 (Analyse dans « The haustoria of the Erysiphaceae » par Grant Smith (voir ce nom).
76. — Ueber einige neue oder weniger bekannte Pflanzenkrankheiten (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell., Bd. I, p. 58, 1883).
77. FRASER (Miss. H. C. I.). — On the Sexuality and Development of the Ascarp in *Lachnea stercorea* (Ann. of Bot., vol. 21, p. 349-360, pl. XXIX and XXX, 1907).
78. — Contribution to the Cytology of *Humaria rutilans* (Ann. of Bot., t. 22, p. 35-55, pl. IV-V, 1908).
79. FRASER (H. C. I.) and BROOKS (B. A.). — Further Studies on the Cytology of the Ascus (Ann. of Bot., t. 23, p. 537-549, pl. XXXIX-XL, 1909).
80. FRASER (H. C. I.) and WELSFORD (E. J.). — Further contributions to the Cytology of the Ascomycetes (Ann. of Bot., t. 22, p. 465-476, 1908).
81. GAUMANN (E.). — Comparative Morphology of Fungi (Traduction anglaise par Dodge, 1928).
82. GERASSIMOFF (J. J.). — Ueber die Grosse des Zellkerns (Beihefte zum Botanisch. Centralblatt, 18, p. 45-118, Taf. III-IV, 1904).

83. GJURASIN (S.). — Ueber die Kerntheilung in den Schläuchen von *Peziza vesiculosa* (Berichte der Botanisch. Deutsch. Gesellschaft, p. 113-117, Taf. VII, 1893).
84. GRANT SMITH. — The haustoria of the Erysiphaceæ (Bot. Gaz., t. 29, p. 153-184, pl. XI-XII, 1900).
85. GRÉGOIRE (V.). — La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation (La Cellule, t. 21, p. 295-314, 1904).
86. — Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes (La Cellule, t. 22, p. 221-376, 1905).
87. — Formation des gemini hétérotypiques dans les Végétaux (La Cellule, t. 24, p. 369-420, pl. I et II, 1907).
88. — Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique (La Cellule, t. 26, p. 223-422, 1910).
89. GRIFFON et MAUBLANC. — Les Microsphæra des Chênes et les périthèces du « blanc » du Chêne (C. R. Ac. Sciences, t. 154, p. 935-938, 1912).
90. GUILLIERMOND (A.). — Contribution à l'étude cytologique des Ascomycètes (C. R. Ac. Sciences, t. 137, p. 938-939, 1903).
91. — Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épipleme des Ascomycètes (Rev. gén. de Bot., t. 16, p. 49-61, 1904).
- 91 bis. — Sur la karyokinèse de *Peziza rutilans* (C. R. Soc. Biol., t. LVI, p. 412-414, 1904).
92. — Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes (Annales Mycologici, vol. III, p. 344-361, 1905).
93. — Sur le nombre des chromosomes chez les Ascomycètes (C. R. Soc. Biologie, t. LVIII, p. 273-275, 1905).
94. — Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes et nouvelles observations sur les mitoses des asques (Rev. gén. de Bot., t. 23, p. 89-120, 1911).
95. — Nouvelles observations sur le chondriome des Champignons (C. R. Ac. Sciences, t. 156, p. 1781-1784, 1913).
96. — Sur le rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de réserve des Champignons (C. R. Ac. Sciences, t. 157, p. 63-65, 1913).
97. GUILLIERMOND (A.). — Recherches sur le chondriome chez les Champignons et les Algues (Rev. gén. de Bot., t. 27, 1915).
98. GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — Traité de Cytologie végétale (Le François, édit. Paris, 1933).
99. GWYNNE-VAUGHAN (Mrs H. C. I.). — A reinvestigation of the life history of *Pyronema confluens* (Ann. Report of the Brit. Assoc. Bristol Meeting, p. 406, 1930).
100. GWYNNE-VAUGHAN (H. C. I.) and WILLIAMSON (H. S.). — Contribution to the study of *Humaria granulata* (Ann. of Bot., vol. 44, p. 127-145, 1930).
101. — Contribution to the study of *Pyronema confluens* (Ann. of Bot., vol. 45, p. 355-372, 1931).
102. — The Asci of *Lachnea scutellata* (Ann. of Bot., vol. 47, p. 375-383, 1933).

103. — The Cytology and development of *Ascophanus Aurora* (Ann. of Bot., vol. 48, p. 261-272, pl. VI and VII, 1934).
104. HARPER (R. A.). — Die Entwicklung des Peritheciiums bei *Sphaerotheca Castagnei* (Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft, XIII, p. 475-479, Taf. 39, 1895).
105. — Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung in Ascus (Ber. d. deutsch. Bot. Gesell., XIII, p. 67-78, Taf. 27, 1895).
106. — Cell-Division in Sporangia and Asci (Ann. of Bot., vol. 13, p. 467-525, pl. 24-26, 1899).
107. — Sexual Reproduction in *Pyronema confluens* and the Morphology of the Ascocarp (Ann. of Bot., t. 14, p. 321-400, pl. XIX-XXI, 1900).
108. — Sexual Reproduction and Organization of the Nucleus in certain Mildews (Carnegie Institution of Washington. Publicat. n° 37, october 1905).
109. JANCZEWSKI-GLINKA (E. de). — Recherches morphologiques sur l' *Ascobolus furfuraceus* (Ann. Se. nat. Bot., 5^e série, t. 15, p. 199-214, pl. 8, 1872).
110. JONES (S. G.). — Life-history and Cytology of *Rhytisma Acerinum* (Ann. of Bot., vol 39, p. 41-73, pl. IV, 1925).
111. KIHLMANN. — Zur Entwich. der Ascomyceten (Ac. Soc. Fennicae, XIII, 1883).
112. LANGERON (M.). — Précis de Microscopie. Edit. Masson et Cie, Paris, 1921 et 1934.
113. LENOIR (M.). — Le matériel nucléolaire pendant la télophase de la cinèse somatique dans le nucelle chez *Fritillaria imperialis* (C. R. Ac. Sciences, t. 176, p. 1648-1651, 1923).
114. — Evolution des chromatines. Leurs rapports entre elles et avec la cinèse (Arch. Morphologie gén. et expérimentale, fasc. 26, p. 1-207, 1926).
115. — Evolution des chromosomes pendant la prophase hétérotypique chez le *Lilium Martagon* (C. R. Soc. Biologie, t. CXIV, p. 252-254, 1933).
116. LÉVEILLÉ (J. H.). — Organisation et disposition méthodique des espèces qui composent le genre *Erysiphe* (Ann. Sciences nat., 3^e série Bot., p. 109-179, t. 15, 1851).
117. LITARDIÈRE (R. de). — Les anomalies de la caryocinèse somatique chez *Spinacia oleracea* (Rev. gén. de Bot., t. 35, p. 369-381, 1923).
118. MAC CUBIN (W.-A.). — Development of the Helvellinæ I. *Helvella elastica* (Bot. Gaz., t. 49, p. 195-206, pl. XIV-XVI, 1910).
119. MAIRE (R.). — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basiidiomycètes (Bull. Soc. Myc. France, t. 18, p. 1-209, pl. I-VIII, 1902).
- 119 bis. — La formation des asques chez les Pézizes et l'évolution nucléaire des Ascomycètes (C. R. Soc. Biologie, t. 55, p. 1401-1402, 1903).
120. — Recherches cytologiques sur *Galactinia succosa* (C. R. Ac. Sciences, t. 138, p. 769-771, 1903).
- 120 bis. — La mitose hétérotypique et la signification des protochromosomes chez les Ascomycètes (C. R. Soc. Biologie, t. 58, p. 726-728, 1905).

121. — Sur les divisions nucléaires dans l'asque de la Morille et de quelques autres Ascomycètes (C. R. Soc. Biologie, t. LVI, p. 822-824, 1904).
122. — La mitose hétérotypique chez les Ascomycètes (C. R. Ac. Sciences, t. 140, p. 950-952, 1905).
123. MARCHAL (El. et Em.). — De l'homothallisme de quelques Ascomycètes (Acad. Roy. Belgique. Bull. des Sciences, série 9, p. 8, 1923. Analyse dans Bull. Soc. Myc. France, t. 40, p. 15 de la Revue bibliog., 1924).
124. MARTENS (P.). — Observation vitale de la caryocinèse (C. R. Ac. Sciences, t. 184, p. 758-760, 1927).
125. — L'origine du crochet et de l'anse d'anastomose chez les Champignons supérieurs (Bull. Soc. Myc. France, t. 48, p. 259-281, 1932).
126. MEVES (Fr.). — Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondriomiten in Pflanzenzellen (Berichte der deutschen Botanisch. Gesellschaft, t. 22, p. 284-286, Taf. XVI, 1904).
127. MOREAU (F.). — Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophytes (Thèse doct. Sc. nat., Paris, 1913).
128. MOREAU (F.) et MOREAU (Mme). — Le mycélium à boucles chez les Ascomycètes (C. R. Ac. Sciences, t. 174, p. 1072-1074, 1922).
129. — Crochets et anses ascogènes (Bull. Soc. Myc. France, t. 41, p. 469-471, 1925).
130. — Les phénomènes cytologiques de la reproduction chez les Champignons des Lichens (Le Botaniste, 20^e série, p. 1-67).
131. — Le développement du périthèce chez quelques Ascomycètes (Rev. gén. de Bot., t. 42, p. 65-93, 1930).
132. — Existe-t-il une double réduction chromatique chez les Ascomycètes (Rev. gén. de Bot., t. 43, p. 465-474, 1931).
133. MORUZI (C.). — Recherches cytologiques et expérimentales sur la formation des périthèces chez les Ascomycètes (Thèse doc. ès-Sc. nat., Paris, 1932).
134. NEMEC. Ueber die Einwirk. des Chloralhydr. auf die Kern-und Zellteilung. (Jahr. f. wiss. Bot. XXXIX, p. 645-730, 1904).
135. PÉTRI (L.). — Sur la formation des chlamydospores chez l'*Oidium* du Chêne (Mémoire présenté au Congrès de Pathologie végétale tenu à Strasbourg le 4 juin 1923. Strasbourg, imp. alsacienne, 1923).
136. PRINGSHEIM (N.). — Monatsbericht der Königl. Preuss. Akad. der Wissenschaft. zu Berlin, 1855 et 1856 ; Ann. Sciences nat., 4^e série, Bot., t. III, p. 363-382, 1855 et Ann. Sc. nat., 4^e série, Bot., t. V, 1856.
137. — Mémoire pour servir à la morphologie et à l'étude systématique des Algues (Ann. Sciences nat. Bot., t. 11, p. 273-382 (extrait), 1859).
138. RABENHORST. — Kryptogamen Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. III Abtheilung : Ascomyceten.
139. RAYMOND (J.). — Périthèces de *Microsphaera quercina* observés dans le Sud-Ouest de la France (Bull. Soc. Patholog. vég. France, t. XI, p. 254-257, 1924).
140. — Le « blanc » du Chêne (Ann. des Epiphyties, t. XIII, p. 94-129, 1927).

141. — Sur la formation du périthèce chez *M. quercina* (C. R. Ac. Sciences, t. 196, p. 366, 1933).
142. — Les cinèses de l'asque de *Pyronema confluens* (C. R. Ac. Sciences, t. 197, p. 932-934, 1933).
143. SADEBECK (R.). — Untersuchungen über die Pilz gattung *Exoascus* (Jahrbücher d. wissenschaftlichen Anstalten zu Hamburg für das Jahr., 1883, p. 101. Hamburg, 1884).
145. SALMON (E. S.). — A Monograph of the Erysiphaceae (Mem. of Tor. Bot. Club, 1900. Supplementary Notes on the Erysiphaceae (Bull. Torre. Bot. Club, XXIX, 1902).
145. SAPPIN-THOUFFY. — Recherches histologiques sur la famille des Urédinées (Le Botaniste, 5^e série, p. 59-244, 1896-1897).
146. SHARP (W.-L.). — Introduction to Cytology., 2^e édit., 1926.
147. SHEAR (C. L.) and DODGE (B. O.). — Life history and heterothallism of the red bread-mold fungi of the *Monilia sitophila* group (Journ. of agricultural research, t. 34, p. 1019-1042, 1927).
148. STAHL (E.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten (Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung der *Collema*en, 55 p. Leipzig, A. Félix, 1877).
149. SOLLMANN (Aug.). — Botanische Zeitung, t. 22, p. 265-268, 1864.
150. THURET (G.). — Sur la fécondation des Fucacées (C. R. Ac. Sciences, t. 36, p. 745, 1853).
151. — Recherches sur la fécondation des Fucacées suivies d'observations sur les anthéridies des Algues (Ann. Sciences nat., 4^e série, Bot., t. 2, p. 196-214, pl. 12-15, 1854).
152. TULASNE. — Note sur les Champignons entophytes tels que celui de la Pomme de terre (C. R. Ac. Sciences, t. 38, p. 1101-1104, 1854).
153. TULASNE (L.-R.) et TULASNE (C.). — Fungi hypogaei. Paris, 1851.
154. — Selecta Fungorum Carpologia, t. I-III. Paris, 1861-1865.
155. — Note sur les phénomènes de copulation que présentent quelques Champignons (Ann. Sciences nat. Bot., 5^e série, t. VI, p. 211-219, 1866).
156. VANDENDRIES (R.) et ROBYN (G.). — Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de *Coprinus micaceus* (deuxième partie) (M. Lamertin, édit. Bruxelles, 1929).
157. VAN TIEGHEM (Ph.). — Sur le développement du fruit des Coprins et la prétendue sexualité des Basidiomycètes (Ann. Sciences nat. Bot., 6^e série, t. 2, p. 361-363, 1875).
158. — Sur le développement du fruit des *Chaetomium* et la prétendue sexualité des Ascomycètes (Ann. Sciences nat. Bot., 6^e série, t. 2, p. 364-366, 1875).
159. — Nouvelles observations sur le développement du fruit et sur la prétendue sexualité des Basidiomycètes et des Ascomycètes (Bull. Soc. Bot. France, t. 23, p. 99-105, 1876).
160. — Culture et développement du *Pyronema confluens* (Bull. Soc. Bot. France, t. 31, p. 355, 1884).

161. VARITCHAK (B.). — Contribution à l'étude du développement des Ascomycètes (Le Botaniste, 23^e série, p. 1-182, pl. I-XX, 1931).
 162. VISIANI. — Gazzetta officiali di Venezia. June I, 1853. Analysé dans « The haustoria of the Erysiphaceæ » par Grant Smith (voir ce nom).
 163. VON MOHL. — Ueber die Traubenkrankheit. (Botanische Zeitung, p. 585-595, Taf. XI, 1853).
 164. WAGER (H.). — On nuclear division in Hymenomycetes (Ann. of Bot., t. VII, p. 489-515, pl. XXIV-XXVI, 1893).
 165. WINGE (O.). — Encore le *Sphaerotheca Castagnei* (Bull. Soc. Myc. France, t. 27, p. 211-219, pl. VII-VIII, 1911).
 166. WORONIN (M.). — Zur Entwicklungsgeschichte des *Ascobolus pulcherrimus* (Beitr. zur Morpholog. und Physiolog. der Pilze, Fasc. II, 1-11, pl. I-IV, 1866).
-

PLANCHE XXIX

Galactinia succosa.

- Fig. 1. — Articles terminaux binucléés d'hyphe ascogène. G. 2.500.
- Fig. 2. — Stade plus avancé : noyau de fusion dans l'article ultime et article sous-jacent en voie de bourgeonnement. G. 2.500.
- Fig. 3. — Le bourgeon latéral de l'article sous-jacent en pleine croissance. G. 2.500.
- Fig. 4. — Les deux noyaux sont passés dans le rameau latéral qui se transformera en un asque. G. 2.500. (La tache en X du bas de la fig. ne doit pas exister.)
- Fig. 5 et 6. — Prophase hétérotypique : zygonema. G. 2.500.
- Fig. 7. — Le filament chromatique présente des nodosités indiquant les places où se concentre progressivement la substance chromatique aux dépens de laquelle vont s'édifier les chromosomes. G. 2.500.
- Fig. 8 et 9. — Synizesis. G. 2.500.
- Fig. 10. — Les deux demi-fuseaux sont bien dégagés. G. 2.500.
- Fig. 11. — Constitution du fuseau ; le centrosome est en voie de division et les chromosomes distincts tendent vers l'appariement. G. 2.500.
- Fig. 12. — Stade plus avancé que celui représenté fig. 10. G. 2.500.
- Fig. 13. — Fuseau définitivement constitué et portant les diades ; fin de la prophase hétérotypique ; vestiges de substratum achromatique entre les chromosomes. G. 2.500.
- Fig. 14. — Début d'anaphase ; les bivalents se sont séparés. G. 2.500.
- Fig. 15. — Stade plus avancé succédant au second partage des chromosomes. G. 2.500.
- Fig. 16. — Anaphase ; reliquats de substratum plus ou moins granuliformes dans la région moyenne du fuseau. G. 2.500.
- Fig. 17. — Anaphase ; 8 chromosomes à chaque pôle ; fuseau net sur toute son étendue (comparer avec la fig. précédente).
- Fig. 18. — Mitose homotypique ; stade prophasique dans le noyau supérieur et stade métaphasique dans le noyau inférieur (G. 2.500).



PLANCHE XXX

Galactinia succosa.

Fig. 13 *bis.* — Prophase hétérotypique; fin. G. 2.500.

Fig. 19 et 20. — Mitose homotypique: 4 chromosomes à la plaque; dans le noyau supérieur (fig. 19) 2 chromosomes sont déjà en marche vers le pôle; à gauche les 2 parties de l'élément chromosomique sont en train de se séparer. G. 2.500.

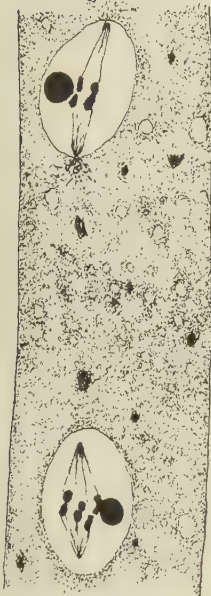
Fig. 21 et 22. — Mitose typique (= 3^e mitose); 4 chromosomes en voie de division dans le second noyau supérieur, fig. 22. G. 2.500.

Fig. 23 et 24. — Disposition distique des noyaux définitifs et ascospores en voie de différenciation. G. 2.500.

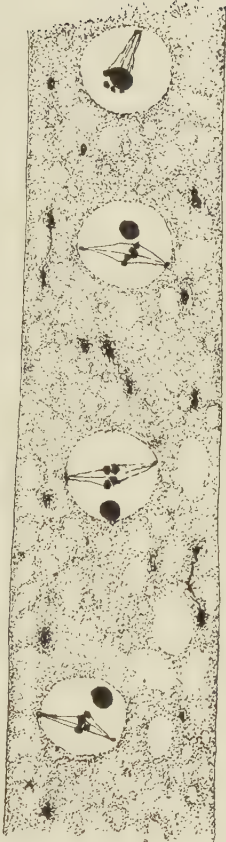
Fig. 25. — Le centrosome s'écarte du noyau, entraînant avec lui le point de la membrane nucléaire par lequel il est en contact avec celle-ci. G. 2.500.

Fig. 26 à 30. — Stades successifs de la formation des ascospores. G. 2.500.

Fig. 32. — Ascospore adulte. G. 2.500.



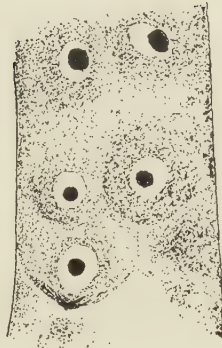
20



21



22



23



25



26



27



28



29



30



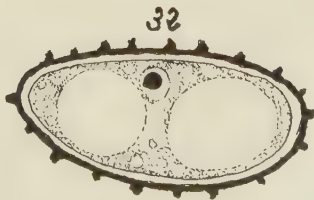
24



19



13 bis



32

PLANCHE XXXI

Arachnopeziza Aurelia.

- Fig. 1. — Articles terminaux d'hyphe ascogène ; pont d'anastomose entre le second et le troisième article à partir du haut. G. 2.100.
- Fig. 2. — Articles binucléés et anses d'anastomose. G. 2.500.
- Fig. 3. — Asque terminal avec ses deux noyaux non encore fusionnés ; boucle d'anastomose avec l'article subterminal. G. 2.500.
- Fig. 4. — A droite : boucle d'anastomose avec l'article sous-apical ; à gauche : le crochet ne s'est pas transformé en boucle. G. 2.100.
- Fig. 5. — Crosse ascogène ; stade consécutif à la division simultanée. G. 2.500.
- Fig. 6 et 7. — Crochets. G. 2.100.
- Fig. 8. — Rameau latéral émis par l'article subterminal. G. 2.500.
- Fig. 9. — Etat beaucoup plus avancé : le rameau latéral s'est transformé en un asque secondaire ; à gauche, asque primaire né du pénultième article. G. 2.500.
- Fig. 10. Rameau latéral né d'un article inférieur. Le rameau s'est recourbé et, après division simultanée de ses deux noyaux et cloisonnement, a donné naissance à une cellule-mère d'asque. La cellule de la pointe du crochet est masquée par la cellule-pédoncule de l'asque terminal (asque primaire). G. 2.100.
- Fig. 11. — Un aspect du noyau de fusion. G. 2.500.
- Fig. 12-13. — Deux stades de la prophase hétérotypique. G. 2.500.
- Fig. 14. — Première mitose. G. 2.500.
- Fig. 15. — Seconde mitose. G. 2.500.
- Fig. 16. — Troisième mitose. G. 2.500.
- Fig. 17. — Noyaux définitifs en position distique dans l'asque. G. 2.100.
- Fig. 18. — Ascospores. G. 2.500.
- Fig. 19. — Ascospores embryonnaires. G. 2.500.

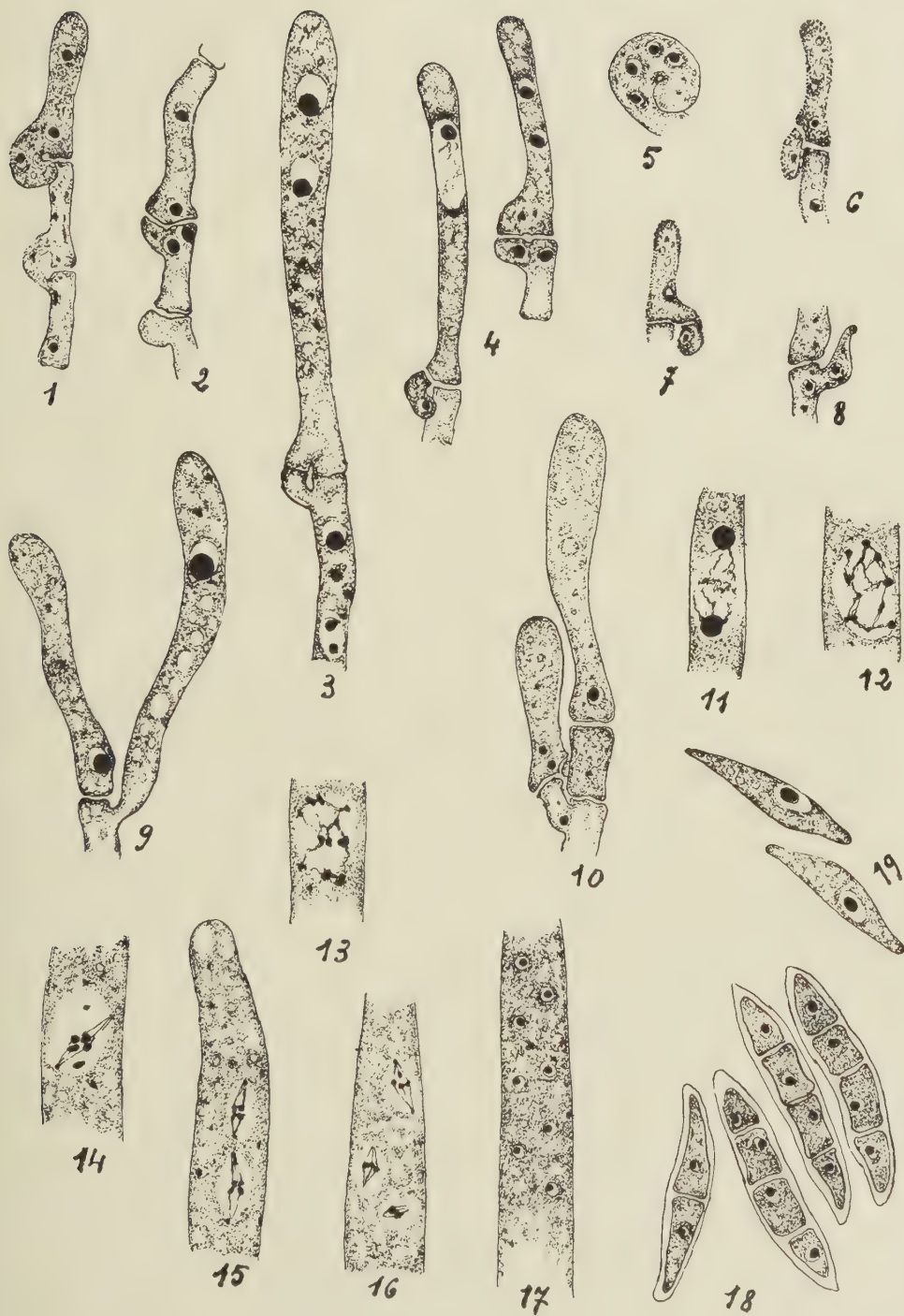


PLANCHE XXXII

Lachnea stercorea.

- Fig. 1. — Cellule-mère d'asque ; fusion dangeardienne. G. 2.500.
Fig. 2. — La fusion est opérée. G. 2.500.
Fig. 3. — Même stade ; cellule terminale du crochet. G. 2.500.
Fig. 4. — Cellule-mère d'asque avec son noyau de fusion. G. 2.500.
Fig. 5. — Un stade de la prophase hétérotypique. G. 2.500.
Fig. 6. — Diacinèse. G. 2.500.
Fig. 7. — Apparition du centrosome et du fuseau. G. 2.500.
Fig. 8. — Métaphase de la 1^{re} mitose ; pas de plaque équatoriale nette. G. 2.500.
Fig. 9-10. — Mêmes stades. G. 2.500.
Fig. 11 et 12. — Télaphase 1^{re} mitose. G. 2.500.
Fig. 13. — Cytome dans la cellule-mère de l'asque. G. 2.500.
Fig. 14-15. — Seconde mitose. G. 2.500.
Fig. 16-17. — Troisième mitose. G. 2.500.
Fig. 18. — Ascospores. G. 2.500.



PLANCHE XXXIII

Lachnea stercorea.

- Fig. 1. — Un aspect de la seconde mitose. G. 2.100.
Fig. 2-3. — Ascospores en voie de formation dans les asques. G. 2.100.
Fig. 4. — Le cytome dans un crochet ascogène. G. 2.500.
Fig. 5. — Comportement du cytome pendant la formation des ascosporos.
G. 2.500.
Fig. 6. — Deux aspects du cytome dans les ascospores. G. 2.500.

Pseudopeziza Medicaginis.

- Fig. 7-8. — Articles binucléés d'hyphes ascogènes. G. 2.500.
Fig. 9. — Mitose simultanée dans un crochet. G. 2.500.
Fig. 10. — Disposition qui pourrait être celle d'une cellule ascogène en voie de bourgeonnement (sous réserve). G. 2.500.
Fig. 11-12. — Transformation en asque de la pénultième cellule de la crosse.
G. 2.500.
Fig. 13. — Asque avec son noyau double à l'état de repos. G. 2.500.
Fig. 14. — Première mitose. G. 2.500.
Fig. 15. — Deuxième mitose. G. 2.500.
Fig. 16-17. — Troisième mitose. G. 2.500 pour la fig. 16 et G. 2.100 pour la fig. 17.
Fig. 18. — Individualisation des ascospores. G. 2.500.
Fig. 19. — Mitose somatique. On compte bien quatre chromosomes, quoique les deux chromosomes de gauche soient coalescents. G. 2.500.



PLANCHE XXXIV

Pseudopeziza Medicaginis Lib.

Fig. 1. — Ascospores. G. 2.500.

Pyronema confluens.

Fig. 2. — Cloison transversale à la base du trichogyne. G. 2.100.

Fig. 3. — Répartition des noyaux dans un jeune ascogone. On voit la cloison transversale séparatrice de l'ascogone et de son trichogyne. G. 2.100.

Fig. 4. — L'archicarpe (ascogone et trichogyne) et l'anthéridie. Les noyaux ascogoniaux gagnent la périphérie ; la cloison est déjà édifiée à la base du trichogyne alors que ce dernier ne s'est pas encore mis en relation avec l'anthéridie. G. 1.500.

Fig. 5. — Répartition des noyaux ascogoniaux dans un hyphe ascogène en voie de développement. A ce stade, on n'observe encore aucun indice d'appariement des éléments nucléaires. G. 2.100.

Fig. 6. — Extrémité d'un hyphe ascogène en voie de recourbement précoce. G. 2.100.

Fig. 7. — Hyphe en crosse ; stade consécutif à la mitose conjugée. G. 2.100.

Fig. 8. — Sommet d'hyphe recourbé avec noyaux rapprochés par couples. G. 2.100.

Fig. 9 et 10. — Cellules-mères d'asques ; dans l'une, la fusion dangeardienne est opérée. G. 2.100.

Fig. 11. — Cas anormal dans lequel la cellule de la pointe du crochet possède deux noyaux. G. 2.100.

Fig. 12-13. — Fusion de la cellule terminale de la crosse avec l'antépénultième. G. 2.100.

Fig. 14-15. — Formation du rameau latéral à partir de la cellule sous-apicale et migration des noyaux dans le rameau. G. 2.100.

Fig. 16 et 17. — Apparition du centrosome et du fuseau ; division du centrosome. G. 2.500.

Fig. 18-19-21. — Première mitose ; présence de granules sur le fuseau à des distances variables de la plaque. G. 2.500.

Fig. 20. — Très jolie métaphase de la première mitose ; quatre chromosomes. G. 2.500.

Fig. 22. — Zygonema. G. 2.100.



PLANCHE XXXV

Pyronema confluens.

- Fig. 1. — Télaphase de la première mitose. G. 2.500.
Fig. 2-3. — Seconde mitose. G. 2.500.
Fig. 4-5. — Troisième mitose. fig. 4. G. 2.500, fig. 5, G. 2.100.
Fig. 6-7. — Prophase de la première mitose ; les éléments chromatiques, en nombre variable, se rassembleront à la plaque en un nombre constant et égal à quatre, de bivalents. G. 2.100 pour la fig. 6 et G. 2.500 pour la fig. 7.

Uncinula clandestina.

- Fig. 8. — Anthéridie et oogone au contact. G. 2.500.
Fig. 9. — Anthéridie, oogone et première assise recouvrante. G. 2.100.
Fig. 10. — Stade plus avancé ; anthéridie non encore divisée, avec son noyau réduit à un granule chromatique. G. 2.100.
Fig. 11. — Début de périthèce ; oogone massif avec, à droite, deux cellules anthéridiennes dégénérées ; une assise recouvrante. G. 2.500.
Fig. 12. — Stade plus avancé ; le noyau de l'ascogone s'est divisé. G. 2.100.
Fig. 13. — Très joli aspect de la fusion dangeardienne dans un asque. G. 2.100.



PLANCHE XXXVI

Uncinula clandestina.

- Fig. 1. — Stade initial : ascogone, anthéridie et assise recouvrante. G. 2.500.
Fig. 2. — Bourgeonnement de la cellule ascogène. G. 2.100.
Fig. 9. — L'ascogone s'est fragmenté en 4 cellules dont l'une, binucléée, donnera naissance aux hyphes ascogènes. G. 2.100.
Fig. 11. — Un aspect de la cellule ascogène en voie de bourgeonnement. G. 2.100. (L'assise la plus interne du péridium est seule représentée.)
Fig. 12. — Diplogamètes au centre d'un périthèce dont l'assise la plus interne du péridium a été seule représentée. G. 2.500.

Microsphaera quercina.

- Fig. 3. — Anthéridie et ascogone annonçant le début d'un périthèce. G. 2.100.
Fig. 4. — Zygonema. G. 2.500.
Fig. 5. — Un ascogone sur son filament porteur. G. 2.100.
Fig. 6. — Ascogone flanqué de la branche anthéridienne bi-cellulaire. G. 2.100.
Fig. 7. — Ascogone et anthéridie ; cette dernière, non divisée, a son noyau dégénéré. G. 2.100. (Les éléments recouvrants sont schématisés.)
Fig. 8. — Ascogone et anthéridie intimement accolés. G. 2.100.
Fig. 10. — Ascogone avec cellules accolées dont il est difficile de définir l'origine. G. 2.500.

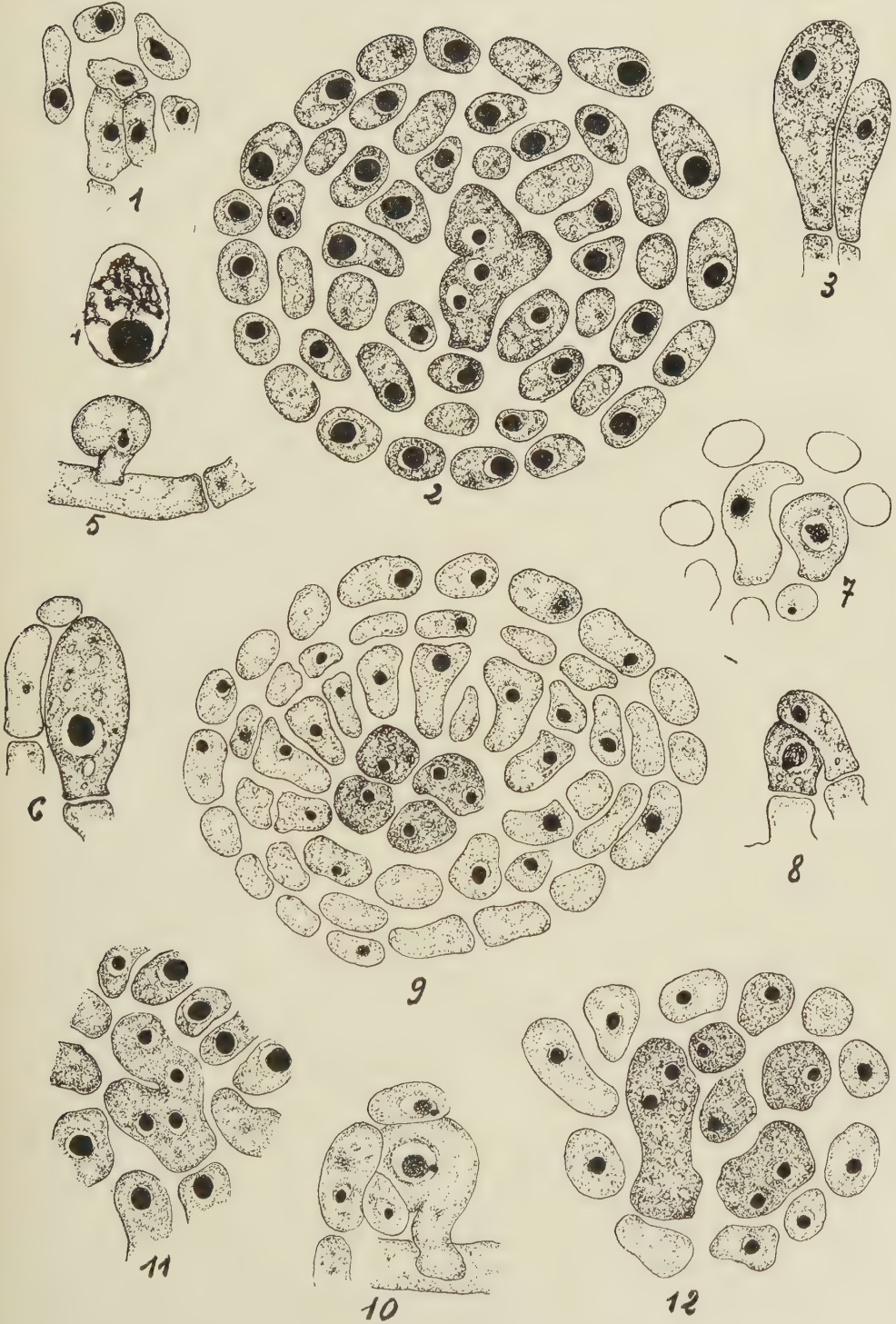


PLANCHE XXXVII

Microsphaera quercina.

- Fig. 1. — Ascogone et anthéridie, noyau de cette dernière en voie très nette de régression. G. 2.100.
- Fig. 2. — Stade plus avancé ; pas de trace d'anthéridie. G. 2.100.
- Fig. 3. — Ascogone divisé en trois, ou peut-être quatre, cellules dont l'une est binucléée. G. 2.100.
- Fig. 4-5. — Ascogone morcelé en quatre éléments dont un est binucléé. (Remarquer la disposition radiale des cellules de l'assise interne du péricidium dans la fig. 5). G. 2.100, fig. 4 et G. 1.500, fig. 5.
- Fig. 6. — Cellule ascogène (au centre) sur le point de bourgeonner les hyphes ascogènes. G. 2.500.
- Fig. 7. — Cellule ascogène à un stade ultérieur. (Seuls les éléments les plus internes du péricidium ont été représentés en partie.) G. 2.100.
- Fig. 8. — Quelques exemplaires de diplogamètes. G. 2.100.
- Fig. 9. — Le noyau secondaire (noyau de fusion) de l'asque, au repos. G. 2.100.
- Fig. 10. — Zygonema. G. 2.100.

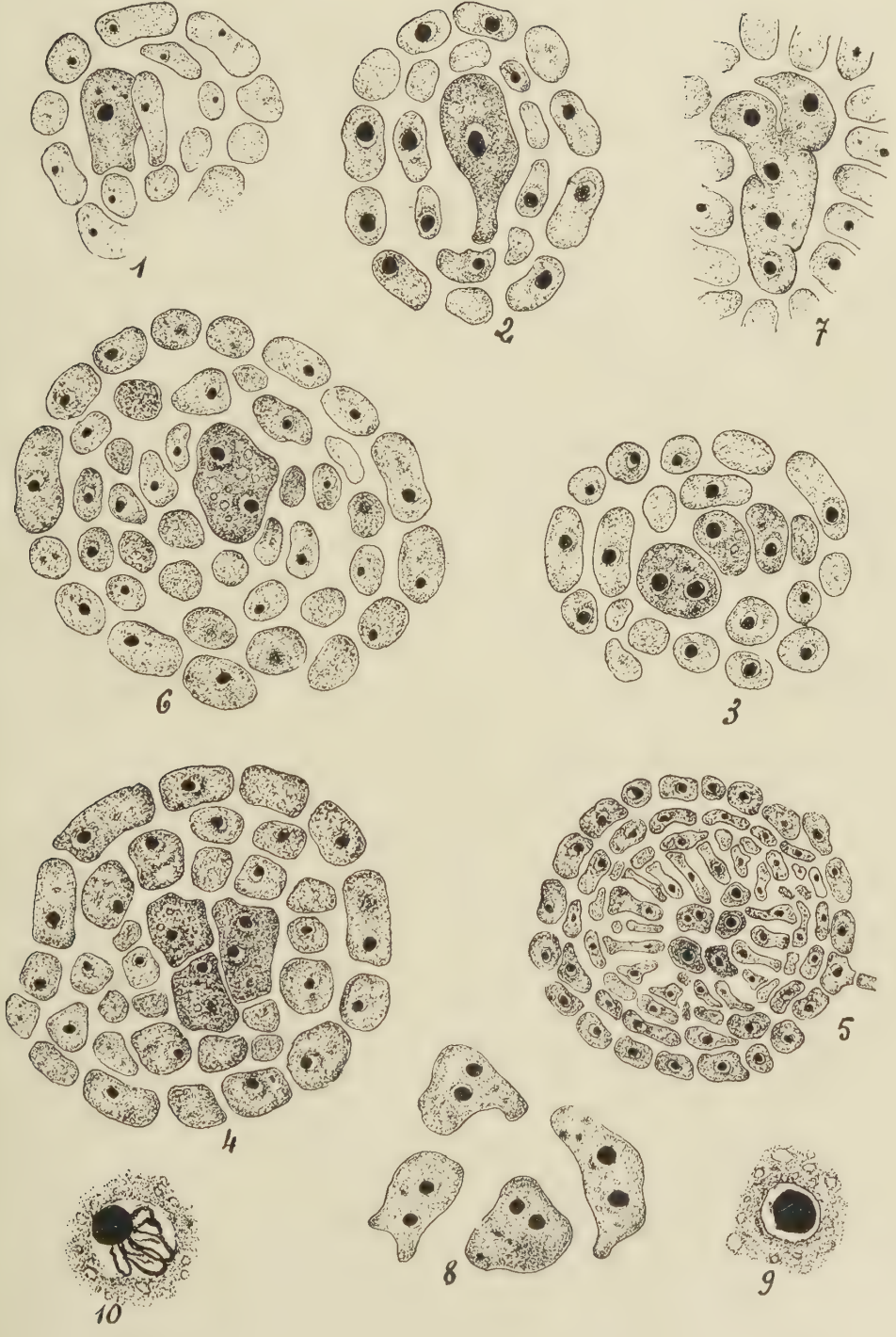


PLANCHE XXXVIII

Microsphæra quercina.

- Fig. 1. — Leptonema. G. 2.100.
Fig. 2-3. — Deux aspects du ruban chromatique pendant la prophase. G. 2.500.
Fig. 4. — Début de la diacinèse ; les chromosomes sont en voie d'individualisation. G. 2.100.
Fig. 5-6. — Diacinèse. G. 2.100. Dans la fig. 5, à droite, reliquats de substratum.
Fig. 7-8. — Synizesis. G. 2.100.
Fig. 9-10-11. — 1^{re} mitose : métaphase. Très joli fuseau dans la fig. 9 avec chromosomes bien détachés. G. 2.500.
Fig. 12-13-14. — 2^e mitose : métaphase ; belle anaphase fig. 12. G. 2.500.
Fig. 15. — 3^e mitose. G. 2.500.
Fig. 16. — Constitution du noyau de fusion dans l'asque. G. 2.100.
Fig. 17. — Division somatique. G. 2.500.
Fig. 18. — Syntomie cytoplasmique présidant à l'individualisation des ascospores. G. 2.100.
Fig. 19. — Ascospores adultes. G. 2.100.



PLANCHE XXXIX

Microsphaera quercina.

Fig. 1. — Cytome dans l'asque au stade correspondant à la fin du processus de formation des spores. G. 2.500. Dans les vacuoles, on voit quelques corpuscules métachromatiques.

Erysiphe Cichoracearum.

Fig. 2. — Ascogone isolé. G. 2.500.

Fig. 3. — Anthéridie et ascogone formés au croisement de deux filaments. G. 2.500.

Fig. 4-5-6-7. — Différents aspects présentés par l'anthéridie et l'ascogone. Dans l'une des figures, les éléments du péridium ont été schématisés. G. 2.500.

Fig. 8. — Ascogone binucléé ; les deux noyaux sont sensiblement de même grosseur. Contre l'un d'eux, gros granule chromatique qu'il ne faudrait pas prendre pour un noyau anthéridien. G. 2.500.

Fig. 9. — Ascogone et anthéridie bicellulaires. G. 2.500.

Fig. 10. — L'ascogone s'est divisé en trois cellules dont l'une binucléée. G. 2.500.

Fig. 11. — Ascogone divisé en quatre cellules dont les deux extrêmes binucléées. G. 2.500.

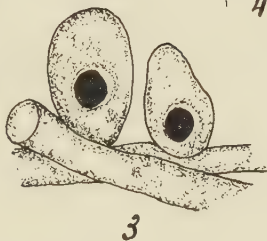
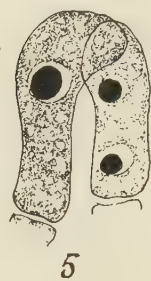




PLANCHE XL

Erysiphe Cichoracearum.

- Fig. 1-2-3. — Prophase hétérotypique. Disposition en filaments; remarquer la dualité de certains segments du ruban chromatique. G. 2.500.
Fig. 4-5-6-7. — Synzesis. G. 2.500. La membrane nucléaire (fig. 4 et 6) n'est plus distincte.
Fig. 8. — Diacinèse. G. 2.500.
Fig. 9. — Première mitose, début d'anaphase. G. 2.500.
Fig. 10-11. — Seconde mitose. G. 2.500.
Fig. 12. — Troisième mitose. Un seul fuseau se trouve dans le plan de la coupe. G. 2.500.
Fig. 13. — Caryocinèse somatique. G. 2.100.

Phyllactinia corylea.

- Fig. 14-16. — Stades initiaux : divers aspects de l'ascogone et de l'anthéridie. G. 2.100.
Fig. 15. — Etat plus avancé : apparition de quelques éléments recouvrants. G. 2.100.
Fig. 17. — Ascogone trinuécléé ; péridium à deux assises ; à gauche, vestige anthéridien comprimé entre l'ascogone et la paroi. G. 2.100.
Fig. 18. — Ascogone et anthéridie, le noyau de cette dernière est en voie de désorganisation. G. 2.100.



PLANCHE XLI

Phyllactinia corylea.

- Fig. 1. — Jeune périthèce à 2 assises ; au centre ascogone et anthéridie. G. 2.100.
- Fig. 2. — L'ascogone s'est divisé en 4 cellules dont l'une binucléée. G. 2.100.
- Fig. 3. — Bourgeonnement de la cellule ascogène. Le péridium n'est pas représenté. G. 2.100.
- Fig. 4-5. — Divers aspects présentés par les diplogamètes. G. 2.100.
- Fig. 6-7. — Deux stades de la caryogamie dangeardienne. G. 2.100.
- Fig. 8. — Zygonema. G. 2.100.
- Fig. 9. — Diacinèse. G. 2.100.
- Fig. 10. — Synizesis. G. 2.100.

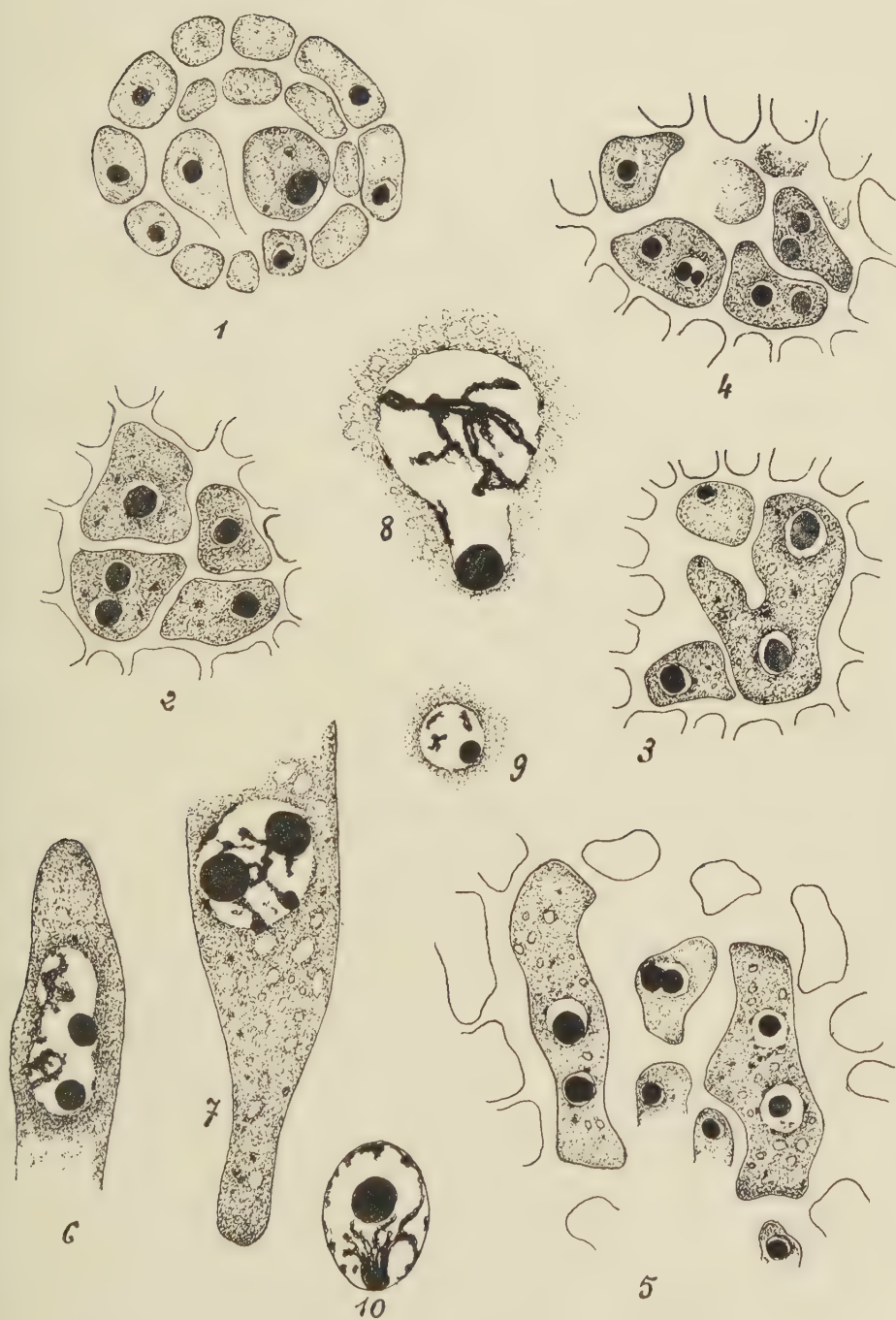


PLANCHE XLII

Phyllactinia corylea.

- Fig. 1. — Début d'anaphase de la première mitose dans l'asque. G. 2.100.
Fig. 2. — Seconde mitose ; un fuseau seulement dans le plan de la coupe.
G. 2.100.
Fig. 3. — Troisième mitose ; deux fuseaux seulement dans le plan de la coupe.
G. 2.100.

Uncinula Aceris.

- Fig. 4. — Formation des ascospores ; le centrosome s'écarte du noyau et les rayons astériens recouvrent ce dernier. G. 2.100.
Fig. 5-6. — Stades successifs de l'individualisation des ascospores. G. 2.100.
Fig. 7. — Ascospores définitivement formées. G. 2.100.



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Fixation des matières minérales par les membranes végétales

Vu et approuvé :

Paris, le 14 mai 1934.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
PRÉFACE.....	371
HISTORIQUE.....	373
TERMINOLOGIE	381
TECHNIQUE.....	382

PREMIÈRE PARTIE

Analyse des faits.

I. — *Galactinia succosa*.

Habitat. L'hyphe ascogène.....	389
Les mitoses dans l'asque.....	391
Le mode de formation des ascospores.....	399

II. — *Arachnopeziza Aurelia*.

Habitat. L'hyphe ascogène.....	401
La cellule-mère de l'asque.....	403
Les mitoses dans l'asque.....	404
Les ascospores	406

III. — *Iachnea stercorea*.

Habitat. Les travaux antérieurs.....	408
L'appareil végétatif. Les organes pseudosexuels.....	409
L'hyphe ascogène.....	412
Les mitoses dans l'asque.....	413
La formation des ascospores.....	415
Le cytome.....	416

IV. — *Pseudopeziza Medicaginis*.

Habitat. Le comportement du parasite envers son hôte	418
L'hyphe ascogène.....	422
La cellule-mère de l'asque. Les cinèses dans l'asque.....	424
La formation des ascospores. Les ascospores.....	426

V. — *Pyronema confluens*.

Habitat	427
Cultures.....	427

Bref historique.....	429
Les organes pseudosexuels.....	430
Les hyphes ascogènes.....	432
Les cinèses dans l'asque.....	435
Le cytome.....	438
Le glycogène.....	440
L'ergastome.....	441
VI. — <i>Uncinula clandestina</i> .	
Habitat.....	443
Le mycélium.....	443
Les suçoirs. Bref historique.....	443
Le développement du périthèce.....	446
VII. — <i>Microsphaera quercina</i> .	
Aperçu historique.....	449
Habitat. Le mycélium.....	450
Les épaississements gemmiformes.....	451
Les suçoirs.....	453
L'appareil conidien.....	454
Le développement du périthèce.....	455
Les cinèses dans l'asque.....	458
La formation des ascospores.....	462
Observations vitales et post-vitales.....	462
Le cytome.....	463
VIII. — <i>Erysiphe Cichoracearum</i> .	
Habitat.....	461
Le mycelium et les suçoirs.....	465
Le mode de formation des fulcres.....	467
Le développement du périthèce.....	469
Les cinèses dans l'asque.....	470
IX. — <i>Phyllactinia corylea</i> .	
Habitat. Le comportement réciproque du parasite et de l'hôte.....	471
Le développement du périthèce.....	475
Les cinèses dans l'asque.....	477
X. — <i>Uncinula Aceris</i> .	
Habitat. Le mode de formation des ascospores.....	478

DEUXIÈME PARTIE

Synthèse des faits.

Le dicaryophyte.....	481
Le crochet ascogène.....	482
Le passage du crochet à l'anse anastomotique.....	484

La multiplication des asques dans les cupules hyménophores.....	485
L'évolution nucléaire dans les Ascomycètes.....	486
Le nombre haploïde des chromosomes chez les Ascomycètes.....	489
Le cycle évolutif chez les Ascomycètes et la parenté des noyaux sexuels.....	490
Remarques d'ordre secondaire.....	493
CONCLUSION.....	495
BIBLIOGRAPHIE.....	497
PLANCHES.....	506

